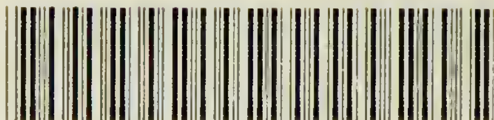



WELLCOME
HISTORICAL MEDICAL LIBRARY


22102089805

DER

HELIOTROPISMUS DER THIERE

UND SEINE

UEBEREINSTIMMUNG

MIT DEM

HELIOTROPISMUS DER PFLANZEN.

VON

DR. J. LOEB,

ASSISTENT AM PHYSIOLOGISCHEN INSTITUT ZU STRASSBURG I. E.



WÜRZBURG.

VERLAG VON GEORG HERTZ.

1890.

Inhalts-Verzeichniss.

I.

Einleitung.

In der folgenden Abhandlung will ich den Nachweis führen, dass die Abhängigkeit der thierischen Bewegungen vom Licht die gleiche ist, wie die Abhängigkeit der pflanzlichen Bewegungen von derselben Reizursache.

Dass Thiere, wenn sie vom Licht getroffen werden, entweder, wie die Motten, zur Lichtquelle sich bewegen oder, wie die Regenwürmer, das Licht fliehen, ist eine alte und bekannte Erfahrung; ebenso ist die Neigung gewisser Pflanzenorgane, bei einseitiger Beleuchtung der Lichtquelle sich zuzuwenden, jedem Laien geläufig. Während nun die näheren Umstände, welche die Einstellung der Pflanze gegen das Licht bedingen, durch die Untersuchungen von J. v. Sachs klargelegt sind, hat man die näheren Umstände, von denen die Bewegungen der Thiere gegen eine Lichtquelle abhängen, bisher wenig untersucht; insbesondere ist die Frage, ob die Einstellung der Thiere gegen eine Lichtquelle denselben Bedingungen unterliegt wie die Einstellung der Pflanzen bis jetzt nicht aufgeworfen worden. In dieser Hinsicht nun soll diese kleine Schrift eine Lücke ausfüllen und die Thatsachen anführen, welche zeigen, dass in Wirklichkeit die durch das Licht ausgelösten thierischen Bewegungen von denselben im Verlaufe der Abhandlung näher zu bestimmenden Umständen abhängen, wie die vom Licht abhängigen pflanzlichen Bewegungen.

Da unsere Abhandlung demgemäss nur auf die Darlegung einer Thatsache gerichtet ist, so dürfen wir von allen allgemeinen Betrachtungen absehen. Dagegen ist für das Verständniss der von uns zu schildernden Erscheinungen nöthig, dass wir genauer angeben, welche Seite derselben wir vornehmlich betrachten wollen.

Da die Effekte des Lichtes in den uns hier interessirenden Erscheinungen rein mechanische sind, insofern als es sich um die durch das Licht herbeigeführten Aenderungen der Stellung sowie der Richtung und des Sinnes der Progressivbewegung lebender thierischer Organe handelt, so werden wir diejenigen Momente als wesentliche ins Auge fassen, welche die mechanischen Effekte des Lichtes uns begreiflich machen können. Diese Momente sind aber, wie bei allen Reizwirkungen, von zweierlei Art; erstens die in der äusseren Reizursache — in diesem Falle dem Licht — vorhandenen und zweitens die in der Struktur des reizbaren Gebildes schon vorhandenen Ursachen.

Derjenige Umstand, der von Seiten des Lichtes für die Stellung des Thieres und die Richtung seiner Bewegung bestimmend ist, ist die Richtung der Strahlen, von denen das lebende Organ getroffen wird. Derjenige Umstand, der von Seiten des Organes dabei in Betracht kommt, ist die Struktur, die in der äusseren Körperform zum Ausdruck gelangt und zwar insofern, als die relative Reizbarkeit der einzelnen Elemente der Körperoberfläche eines lebenden Organes in einer bestimmten Beziehung steht zur Lage der Elemente am Organ.

J. v. Sachs hat erkannt, dass alle pflanzlichen Gebilde, welche radiären Bau haben, orthotrop sind, dass sie sich, wenn sie von einer Seite her vom Lichte getroffen werden, so lange krümmen, bis ihre Längsachse in der Richtung des Lichtstrahles steht; dass aber alle dorsiventralen Organe plagiotrop sind, d. h. dass sie ihre Fläche senkrecht gegen den Lichtstrahl stellen. Symmetrisch gelegene Punkte der Körperoberfläche haben der Grösse nach gleiche Reizbarkeit. Dadurch wird ein pflanzliches Organ mechanisch gezwungen, sich so

gegen die Lichtquelle einzustellen, dass Symmetriepunkte unter gleichem Winkel vom Lichtstrahle getroffen werden. Ist das pflanzliche Organ, wie beispielsweise die Schwärmsporen von Algen, einer Fortbewegung fähig, so muss dieselbe natürlich unter Beibehaltung der Gleichgewichtsstellung in der Richtung des Lichtstrahles erfolgen, was auch thatsächlich der Fall ist.

Ich werde nun nachweisen, dass ganz allgemein auch bei Thieren die Richtung des Lichtstrahles, die durch das Licht ausgelösten Bewegungen wie bei den Pflanzen der Richtung nach näher bestimmt und dass die Orientirung der Thiere ebenso wie die der Pflanzen ausserdem von der Körperform abhängt, insofern als die dorsiventralen Thiere sich mit der Medianebene in der Richtung des Lichtstrahles bewegen, wobei die symmetrischen Punkte ihrer Körperoberfläche unter nahezu gleichem Winkel von den Lichtstrahlen getroffen werden. Es stellt sich auf diese Weise der Umstand, dass die Motte ins Licht fliegt, als derselbe mechanische Vorgang dar, wie wenn sich die Sprossaxe einer Pflanze in die Richtung des Lichtstrahles stellt.

In beiden Fällen, beim Todesflug der Motte wie bei der Orientirung der Pflanze, bleibt ein und derselbe Umstand noch einer weiteren Aufklärung bedürftig, nämlich wie das Licht die Zustände des Protoplasmas so zu ändern im Stande ist, dass die eben erwähnten mechanischen Effekte zu Stande kommen; darüber aber können wir uns bis jetzt noch keine klare Vorstellung bilden.

Der zweite Umstand, der die mechanischen Lichtwirkungen bei der Pflanze näher bestimmt, ist die Brechbarkeit der Strahlen; wesentlich die stärker brechbaren Strahlen sind, wie Sachs nachgewiesen hat, im Stande, bei pflanzlichen Organen Bewegungen auszulösen. — Wir werden sehen, dass allgemein auch im Thierreiche die stärker brechbaren Strahlen die mechanisch wirksameren sind Drittens werden wir nachweisen, dass die Orientirung der Thiere wie die der Pflanzen bei konstanter Intensität des Lichtes

stattfindet, während wir ja sonst häufig, an unserem Auge z. B., die Erfahrung machen, dass Aenderung der Lichtintensität eine Reizursache ist. Neben diesen wesentlichen Momenten der Lichtwirkungen im Thierreiche kommen noch folgende Umstände in Betracht.

Viertens: Nur innerhalb gewisser Grenzen der Lichtintensität treten die Orientirungsbewegungen der Thiere (wie auch der Pflanzen) ein und fünftens: Auf die Orientirungsbewegungen der Thiere gegen Licht ist, wie bei den Pflanzen, die Temperatur von Einfluss, was ja für alle Reizerscheinungen gilt.

Punkt für Punkt stimmen also, wie unsere Untersuchung ergeben wird, die Umstände, welche die Orientirungsbewegungen der Thiere gegen das Licht beherrschen, mit denjenigen überein, welche auch im Pflanzenreiche schon als massgebend nachgewiesen sind.

Abgesehen nun von der Aufgabe, durch geeignete Versuche die ausgesprochenen Sätze zu beweisen, wird es auch nöthig sein, zu entwickeln, welche Rolle die Orientirungsbewegungen gegen Licht in der Gesammtheit der Lebenserscheinungen eines Thieres spielen. Ich werde deshalb so verfahren, dass ich zunächst ausführlich die Versuche zum Nachweis der Identität des thierischen mit dem pflanzlichen Heliotropismus schildere, und dass ich dann an einzelnen Beispielen entwickele, welche Rolle der Heliotropismus in der Lebensgestaltung der Thiere spielt. Um das letztere klar zu stellen, wird es auch nöthig sein, die übrigen Formen der Reizbarkeit eines Thieres kurz zu besprechen.

Die wesentlichen Sätze, welche die Abhängigkeit der Orientirung der Thiere vom Lichte umfassen und die Identität dieser Sätze mit den für den pflanzlichen Heliotropismus gültigen habe ich schon in einem kurzen Aufsatze, der im Januar 1888 in den Sitzungsberichten der Würzburger physik.-med. Gesellschaft erschienen ist, ausgesprochen[1]).

---

1) Die Orientirung der Thiere gegen das Licht (Thierischer Heliotropismus). Sitzungsberichte der Würzburger physikal.-med. Gesellschaft 1888.

II.

Die wesentlichen Erscheinungen und Gesetze des Heliotropismus im Pflanzenreiche.

Die Kenntniss der Orientirungsbewegungen der Pflanzen gegen eine Lichtquelle darf ich beim Leser voraussetzen; es genügt, wenn ich hier nur kurz an die für unseren Gegenstand wesentlichen Thatsachen erinnere. Ich folge dabei der Darstellung, welche J. v. Sachs in seinen Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie [1]) giebt.

Gerade Sprossachsen oder Wurzeln wachsender Pflanzentheile krümmen sich, wenn sie von einer Seite her allein oder doch stärker beleuchtet werden, als von der entgegengesetzten Seite, so lange, bis sie die Richtung des einfallenden Lichtstrahles angenommen haben. Diejenigen Organe, welche sich der Lichtquelle zuwenden, werden als positiv heliotropisch bezeichnet, die sich von der Lichtquelle fortwendenden als negativ heliotropisch.

Die Krümmung positiv heliotropischer Pflanzentheile hatte man so erklärt, dass die dem Lichte abgewendete Seite rascher wächst; da ja Pflanzen, wenn sie ins Dunkele gebracht werden, zunächst rascher wachsen, als vorher im Licht. Dagegen wurde im Laboratorium von Sachs nachgewiesen, dass negativ helio-

---

1) Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig 1887, II. Aufl.

tropische Pflanzentheile unter den gleichen Umständen ebenfalls im Dunkeln rascher wachsen. Sachs kam auf Grund der Uebereinstimmung zwischen den geotropischen und heliotropischen Orientirungsbewegungen zu dem Schlusse, dass die Richtung, in welcher der Lichtstrahl die Pflanzengewebe durchsetzt, bestimmend sei für die Orientirungsbewegungen der Pflanzen gegen das Licht. Zweitens wies Sachs nach, dass nicht alle Strahlen des für unser Auge sichtbaren Sonnenspektrums im Stande sind, heliotropische Krümmungen auszulösen, sondern lediglich oder doch vorwiegend nur die stärker brechbaren Strahlen. Die weniger brechbaren Strahlen, welche die Assimilation bewirken, sind heliotropisch unwirksam. Lässt man Licht durch eine dunkelblaue Lösung von Kupferoxydammoniak hindurchgehen, welche alle rothen, gelben und einen Theil der grünen Strahlen abhält, so findet die heliotropische Krümmung gerade so statt, wie im vollen weissen Lichte. Lässt man aber das Licht durch eine gesättigte Lösung von doppeltchromsaurem Kali gehen, welche nur rothe, gelbe und einen Theil der grünen Strahlen durchlässt, „so bleiben die heliotropischen Keimstengel vollkommen gerade und senkrecht, so intensiv auch das durch die Lösung gehende Licht sein mag". Lässt man endlich das Licht „durch eine Lösung von schwefelsaurem Chinin gehen, welche sämmtliche ultravioletten Strahlen durch Fluorescenz vernichtet, so treten die heliotropischen Krümmungen dennoch ein, ein Beweis, dass es vorwiegend die sichtbaren blauen und violetten Strahlen sind, welche die heliotropische Krümmung hervorrufen".

Die schönste Bestätigung der Theorie, dass die Richtung der Lichtstrahlen bestimmend sei für die Richtung der Orientirungsbewegungen der Pflanze lieferte die Beobachtung frei beweglicher pflanzlicher Gebilde, der Schwärmsporen. Dieselben führen Progressivbewegungen aus wie die Thiere und Strasburger[1]) wies nach, dass sich die Schwärmsporen in der

---

1) Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.

Richtung der Strahlen entweder zur Lichtquelle hin oder von ihr fortbewegen. Lediglich die stärker brechbaren Strahlen üben diese Wirkung auf die Schwärmsporen aus. In dem durch Kupferoxydammoniak hindurchgegangenenLichte verhielten sich die Schwärmsporen ganz ebenso wie im gemischten Tageslicht. Dagegen reagirten die Schwärmsporen gar nicht in dem durch Kalibichromatlösung gegangenen Lichte, in dem Lichte der Natriumflamme und dem durch Rubinglas durchgelassenen.

Unter dem Einflusse des Lichtes führt auch das chlorophyllhaltige Protoplasma der Zellen Bewegungen aus[1]). Die Chlorophyllplatten einer Fadenalge Mesocarpus kehren „ihre breite Oberfläche dem Himmelslichte so zu, dass sie von dessen Strahlen rechtwinkelig getroffen werden. Verändert man die Richtung der einfallenden Strahlen, so drehen sich die Chlorophyllplatten in der Art, dass sie immer ihre Fläche rechtwinkelig den Lichtstrahlen darbieten. Direktes Sonnenlicht bewirkt dagegen nach kurzer Zeit eine ganz andere Stellung der Chlorophyllplatten nämlich so, dass diese ihre Flächen mit den einfallenden Strahlen parallel stellen.“

Die moderne Pflanzenphysiologie ist zu der Einsicht gelangt, dass das gesammte Protoplasma einer vielzelligen Pflanze als eine kontinuirliche Masse, als ein einziger Protoplasmakörper aufzufassen ist[2]). Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass bei Belichtung eines pflanzlichen Organs diejenige Seite des Organs, welche in Folge der Lichtwirkung konkav wird, reich an Protoplasma wird und die gegenüberliegende konvexe Wand arm an Protoplasma wird. Vielzellige Organe verhalten sich darin nicht anders als einzellige Organe. Danach hat es den Anschein, als ob durch das Licht der Protoplasmakörper in der Pflanze zu Bewegungen gezwungen wird, derart, dass positiv heliotropisches Protoplasma an die

---

1) Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botanische Zeitung 1880.

2) Sachs, Vorlesungen S. 94.

dem Lichte zugekehrte Seite des Organs, negativ heliotropisches Protoplasma an die entgegengesetzte Seite des Organes wandert[1]. Sollte es sich herausstellen, dass diese Erscheinung thatsächlich allgemein stattfindet, so würde damit nachgewiesen sein, dass das Protoplasma einer vielzelligen Pflanze in derselben sich nicht anders verhält, wie das membranlose, nackte, frei umherkriechende Protoplasma der Plasmodien, das ja ebenfalls heliotropisch reizbar ist.

Das sind die wesentlichen Erscheinungen des Heliotropismus im Pflanzenreiche. Dieselben sind bestimmt durch folgende drei Gesetze, welche von Sachs herrühren.

1. Die Orientirung der Pflanzen gegen eine Lichtquelle hängt ab von der Richtung der Strahlen.
2. Ausschliesslich oder doch vorwiegend die stärker brechbaren (blauen und violetten) Strahlen üben einen richtenden Einfluss aus.
3. Das Licht wirkt bei konstanter Intensität dauernd als Reizursache.

Dieselben 3 Gesetze beherrschen auch, wie wir sehen werden, die Orientirungsbewegungen der Thiere gegen das Licht.

---

1) Vgl. hierüber Wortmann, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Botanische Zeitung 1887.

III.

Zusammenstellung der bis jetzt bekannten Thatsachen über die mechanischen Lichtwirkungen im Thierreiche.

Ich will in diesem Kapitel kurz die Thatsachen und Anschauungen zusammenstellen, welche über die Bewegungen der Thiere unter dem Einflusse des Lichtes bis jetzt bekannt und ausgesprochen sind. Dieselben lassen sich in 3 Gruppen sondern.

1. Kasuistische Beobachtungen älterer Autoren (Reaumur, Trembley). Es handelt sich um vorurtheilsfreie Wiedergabe einfacher Beobachtungen.
2. Moderne Untersuchungen über die Lichtwirkungen vom anthropomorphen Standpunkte aus (Bert, Lubbock, Graber). Die Bewegungen der Thiere werden nicht auf mechanische Umstände, sondern auf muthmassliche, menschliche Empfindungen derselben zurückgeführt. Methode der Versuche: Wenn unter genau denselben Bedingungen von n Thieren $\frac{n}{2} + 1$ in dem einen, $\frac{n}{2} - 1$ in dem entgegengesetzten Sinne reagiren, so entscheidet das Verhalten der Majorität; wie im Parlament.
3. Versuche im Sinne und nach der Methode von Sachs, die sich aber lediglich auf Protozoen erstrecken. Die letzteren sind die für uns wichtigsten der bisher an-

gestellten Beobachtungen über die Lichtwirkungen im Thierreiche.

Die ältesten Angaben über die Wirkungen des Lichtes auf Thiere, die ich in der Litteratur gefunden habe, rühren von Réaumur[1]) her. Er konstatirte, dass die Motten, welche von der Kerzenflamme angelockt werden, „am Tage nicht von Blume zu Blume fliegen". Da er vorwiegend männliche Thiere in die Flamme hat fliegen sehen, so wirft er die Frage auf, ob nicht die Weibchen der Nachtschmetterlinge wie die Glühwürmchen leuchten. „Les femelles des Papillons nocturnes ne repandent-elles point une lumière trop faible pour faire impression sur nos yeux quoiqu'assez forte pour agir sur ceux de leurs mâles?" Er hatte nämlich beobachtet, dass die Männchen der „vers luisans", welche durch das Licht am aboralen Pole der Weibchen angezogen werden, ebenfalls ins Licht fliegen. Réaumur überzeugte sich ferner, dass die im Holze lebenden „vers" sehen können. Er machte ein Glasfenster in den Baum, in welchem ein solcher ver lebte und bemerkte nun, dass das Thier beim Herannahen einer brennenden Kerze zusammenzuckte.

Weit bessere Versuche hat Trembley[2]) angestellt. Er konstatirte, dass es möglich ist, die „Wasserflöhe" durch eine bewegte Kerze im Kreise herumzutreiben. „Ich observirte Polypen bei dem Lichte eines Wachsstockes, denen ich den Tag über viele Pucerons gegeben hatte; des Abends waren davon noch einige im Glase übrig, welche die Polypen nicht verzehrt hatten. Ich merkte, dass sie sich grösstentheils nach der Seite des Wachsstockes gezogen hatten. Ich veränderte den Platz und sie auch. Sie begaben sich wieder dahin, wo ich den Wachsstock hingesetzt hatte. Da ich nun selbigen vielmalen auf eine andere Stelle gesetzt und gesehen hatte, dass sich ihm die Wasserflöhe allezeit wieder näherten, so führte ich den Wachsstock

---

1) Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. I, 1, S. 330. Amsterdam 1748.

2) Trembley, Abhandlungen zur Geschichte einer Polypenart. Uebers. v. Götze, Quedlinburg 1791.

langsam um das Glas herum, ohne anzuhalten. Sie folgten und machten solchergestalt einige Touren in selbigem herum. Ich habe auch mehrere Mal Gelegenheit gehabt, selbigen Versuch zu wiederholen."

Mit grosser Umsicht sind Trembley's Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes auf Hydra angestellt. Nachdem er oft beobachtet hatte, dass sich die Polypen an die „hellste" Stelle des Glases begeben, setzte er „ein mit vielen grünen Polypen angefülltes Glas in ein Muffuteral, welches an einer Seite eine Oeffnung hatte und recht gegen die Mitte des darin befindlichen Glases angebracht war". Er berichtet nun: „Wenn ich nun das Glas so setzte, dass die Oeffnung des Futterals nach dem Lichte zugekehrt war, so geschah es allezeit, dass sich die Polypen nach der Glasseite hinzogen, die gegen dieser Oeffnung über war, dergestalt, dass sie zusammen die Figur eines Dachsparren formirten und gegen der Oeffnung über sassen, die in das Futteral geschnitten war. Ich drehte darin das Glas oft um und nach einigen Tagen sah ich die Polypen wieder bei der Oeffnung wie ein Dachsparren rangirt sitzen. Um das Experiment noch mehr zu verändern, stellte ich das Futteral auf solche Art, dass die Oeffnung bald gerade, bald verkehrt zu stehen kam und ebenso rangirten sich auch die Polypen wieder zusammen." Nachdem er gefunden hatte, dass die in 2 Theile zerschnittenen Polypen „gehen, fressen und sich vermehren konnten", wollte er auch sehen, „ob sich diese Stücke ebenso wie unzertheilte Polypen nach dem Lichte hinwendeten." Er zerschnitt eine ziemliche Menge Polypen; die erste Hälfte that er in ein besonderes Glas, die zweite Hälfte in ein anderes. Hier sah er nun bei „sehr oft wiederholten Versuchen, dass sich sowohl die einen als die anderen nach dem hellsten Orte des Glases zogen." Das sind meines Wissens die einzigen eingehenden Beobachtungen, welche in der alten physiologischen Litteratur über die Wirkung des Lichtes auf die Thiere sich finden. Die Lichtwirkungen im Thierreiche wurden dann lange Zeit nicht weiter analysirt. Nur Johannes Müller scheint sich eingehender mit diesem Gegenstande be-

schäftigt zu haben. Er erwähnt in der Vorrede zu seiner Physiologie des Gesichtssinnes, dass er „Untersuchungen über den Einfluss des gefärbten Lichtes auf die Lebenserscheinungen der Pflanzen und Thiere“ angestellt habe. Die Resultate derselben sind aber, soviel mir bekannt ist, nicht veröffentlicht.

Die Reihe der modernen anthropomorphen Beobachtungen wird eingeleitet durch Paul Bert. Er warf die Frage auf, „ob alle Thiere dieselben Strahlen sehen wie wir[1])“. Paul Bert meinte damit, ob alle Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums im Stande sind, bei Thieren Bewegungen auszulösen.

Zur Entscheidung der Frage genügte Bert ein Versuch an Daphnia pulex.

Er liess sich durch einen Freund ein Spektrum entwerfen und fand, dass die Thiere durch alle uns sichtbaren Strahlen in Unruhe gebracht wurden.

„Mes Daphnies erraient dispersées d'une manière à peu près égale dans toute l'étendue du vase obscure lorsque, soudain je fis tomber sur la fente un rayon coloré, un rayon vert. Aussitôt elles s'agitèrent, se groupèrent toutes dans la direction de la trainée lumineuse et un très-grand nombre s'en vint se heurter, montant et descendant sans relache contre la paroi qui recevait la lumière. Or, un semblable résultat fut obtenu pour toutes les régions du spectre visible. Le rouge le jaune le bleu le violet même attiraient les daphnies Seulement il fut facile de remarquer, qu'elles accouraient beaucoup plus rapidement au jaune ou au vert qu' à toute autre couleur.“

Zu beiden Seiten des Spektrums blieben die Thiere in Ruhe. Ausser diesem Versuche stellte Bert auf Rath eines docteur Krieshaber noch einen zweiten Versuch an, durch den die schon erwähnte parlamentarische Methode zur Ermittelung von Naturgesetzen definitiv in die Physiologie eingeführt wurde.

Er liess sich ein Spektrum auf einen Trog projiziren und sah zu, wie sich die Thiere in den verschiedenen Theilen des

---

1) Bert, Sur la question de savoir ne tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous (Arch. de physiologie 1869).

Spektrums vertheilten. „L'immense majorité se plaça dans le jaune, le vert, l'orangé une assez grande quantité se voyaient encore dans le rouge, un certain nombre dans le bleu, quelques-unes de plus en plus rares à mesure qu'on s'éloignait dans les régions plus réfrangibles du violet, au delà du rouge, au delà de l'ultra-violet, dans les régions invisibles en un mot on n'en trouvait que d'isolées en promenade accidentelle.“

Bert zieht daraus den Schluss, dass die Daphnien sich im Spektrum benehmen, wie etwa ein Mensch, der ein Buch lesen will und der sich deshalb in den hellsten Theil des Spektrums, nämlich in das gelbe Licht begiebt.

Lubbock [1]) wiederholte die Versuche von Bert an Daphnia nach der Krieshaber'schen Methode. Er vervollkommnete dieselbe in der Weise, dass er von Zeit zu Zeit, wenn er glaubte, dass die Itio in partes stattgefunden habe, eine Zählung der Parteien vornahm.

Ein Trog war zur Hälfte mit einem gelben Schirm überdeckt, zur Hälfte unbedeckt. In der unbedeckten Hälfte des Troges sammelten sich zusammen 1904 Thiere; unter dem gelben Schirme befanden sich 3096 Thiere. Daraus schliesst Lubbock, dass die Daphniden eine „Vorliebe“ für „Gelb“ haben. Man sollte denken, dass doch in der unbedeckten Hälfte des Troges zum mindesten so viel gelbes Licht als unter dem gelben Schirme war; oder „hasste“ die Majorität das blaue Licht?

Nun fand Lubbock, als er einen Trog zur Hälfte mit blauem Glase bedeckte und zur Hälfte unbedeckt liess, unter dem blauen Glase 2046 Thiere, im unbedeckten Theile des Glases 2954 Thiere. Ob man daraus nun im Sinne Lubbocks schliessen muss, dass blaues Licht den Daphniden „unangenehm“ sei, wird nicht angegeben. Als der Trog zur Hälfte mit rothem Glase bedeckt wurde, waren unter dem rothen Glase 1928, in dem unbedeckten Theile des Behälters 3072 Thiere, und beim Auflegen eines undurchsichtigen Porzellanschirmes fand Lub-

---

1) Lubbock, Die Sinne und das geistige Leben der Thiere.' Internationale wissenschaftliche Bibliothek LXVII. Bd. 1889.

bock unter diesem 2048 und in der unbedeckten Hälfte 2932 Thiere. Aus diesen und ähnlichen Versuchen schliesst Lubbock, dass die Thiere eine besondere Vorliebe für gelbes Licht haben. Ich habe ebenfalls an Daphniden Versuche über die Wirkung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit angestellt, allerdings nicht nach der Krieshaber'schen Methode. Ich habe gefunden, dass die Thiere, wenn sie von stärker brechbaren (blauen und violetten) Strahlen getroffen wurden, zur Lichtquelle hineilten und sich an der Lichtseite ihres gläsernen Behälters auf und nieder bewegten. Stellte ich aber denselben Versuch mit schwächer brechbaren Strahlen an, so war dieser Effekt schwach oder er blieb ganz aus. Das Resultat war konform meinen sonstigen später zu schildernden Erfahrungen. Ich komme deshalb auf die Daphniden und ihre angebliche „Gelbvorliebe" nicht wieder zurück.

Nach einer ähnlichen Methode stellte Lubbock Versuche an ungeflügelten Ameisen [1]) an, die aber zu viel prägnanteren Resultaten führten als seine Versuche an Daphnia. So fand er in einem Versuche, in welchem der Behälter der Thiere mit einem rothen, grünen, gelben und violetten Glasstreifen bedeckt war, unter dem rothen Glase insgesammt 890, unter dem grünen 544, unter dem gelben 495 und unter dem violetten nur 5 Thiere. Hier unterliegt es keinem Zweifel, dass die Thiere unter die Gläser getrieben wurden, unter welchen sie nur von schwächer brechbaren Strahlen getroffen wurden. Andere Versuche zeigten, dass rothes Glas ähnlich wirkte wie ein undurchsichtiger Körper.

Bemerkenswerth ist die Beobachtung von Lubbock, dass auch der ultraviolette Theil des Spektrums von den Ameisen gemieden wurde. Die Versuche Lubbocks an Bienen und Wespen, wobei blaue mit Honig bestrichene Objekte andersfarbigen unter gleichen Umständen vorgezogen wurden, seien der Vollständigkeit halber hier erwähnt.

---

1) Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen. Internationale wissenschaftliche Bibliothek 1883.

Die ausgedehntesten Versuche über den Einfluss des Lichtes auf die Orientirung der Thiere hat Graber[1]) angestellt. Seine „vergleichenden Lichtgefühl-Studien", wie er seine Versuche nennt, erstrecken sich auf ca. 50 Species. Seine Methode ist die von Lubbock befolgte.

Der Grundfehler dieser Methode und die unrichtige Auffassung ihrer Ergebnisse tritt aber bei Graber schärfer hervor als bei Lubbock. Graber bedeckt einen Trog zur Hälfte mit einem weniger durchsichtigen resp. mit einem undurchsichtigen Schirme und zählt nach einiger Zeit, wie die Thiere sich im Troge vertheilt haben. Ist die Majorität der Thiere unter dem undurchsichtigen Schirme, so sagt Graber, die Thiere seien „dunkelliebend" und „hellescheu"; im umgekehrten Falle sind sie „helleliebend" oder „weissliebend" und „dunkelscheu". Er setzt also die Begriffe „hell" oder „weiss" resp. „dunkel", mit welchen gewisse Licht*wirkungen* auf uns bezeichnet werden, an die Stelle der Begriffe für grosse resp. geringe Intensität des Lichtes, und er begeht zweitens, indem er die Thiere, welche nach ihm „weissliebend" sind, auch als „dunkelscheu" bezeichnet, den Fehler, einen Gegensatz im Sinne der Wirkung stärkeren und schwächeren Lichtes zu statuiren, während, wie wir sehen werden, Gleichsinnigkeit der Wirkung besteht. In dieselben Fehler verfällt er bei der Untersuchung der Wirksamkeit der Strahlen von verschiedener Brechbarkeit.

Am wichtigsten für uns ist die hier von ihm gefundene Thatsache, dass die „leukophilen" Thiere mit geringen Ausnahmen „blauliebend", die leukophoben Thiere dagegen „rothliebend" sind. Seine Auffassung geht aus folgenden Bemerkungen hervor, die ich allerdings nicht völlig verstehe.

„Es entsteht die Frage, worin dieser wahrhaft frappirende Zusammenhang zwischen Helle- und Blauliebe einerseits und

---

[1]) Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Prag 1884.

zwischen Helle- und Blauscheu andererseits ihren Grund haben mag.

Würde sich das Gesetz, was indess durchaus nicht immer der Fall ist, nur auf weisses und nicht auch auf farbiges, rothes, blaues etc. Hell-Dunkel beziehen, so läge zunächst die Annahme nahe, dass die Roth-Thiere das Hell-Weiss deshalb scheuen, weil es ja viel von dem ihnen verhassten kurzwelligen Blau und Ultraviolett enthält, während dasselbe den Blau-Thieren aus dem gleichen Grunde angenehmer als das an allen Strahlen und daher auch an blauen arme Dunkel-Weiss sein wird. Gegen diese Erklärung kann aber andererseits wieder eingewendet werden, dass das Hell-Weiss für die Roth-Thiere ja auch viel Lustfarbe resp. für die Blau-Thiere viel (rothe) Unlustfarbe enthält. Freilich könnte dieser Einwand wieder durch die Annahme entkräftet werden, dass den Roth-Thieren, da sie ja ohnehin dunkelliebend sind, lieber ein Minus der Lust- als ein Plus der Unlustfarbe ist."

Schliesslich aber hält Graber es für besser, hier, „wo doch noch tiefes Dunkel herrscht, weitere Untersuchungen abzuwarten". Graber statuirt auch hier wieder in unrichtiger Auffassung der Methode seiner Versuche einen Gegensatz der Wirkungen, wo, wie wir sehen werden, Gleichsinnigkeit der Wirkungen besteht. Die richtige Auffassung seiner Versuche hat Graber sich dadurch unmöglich gemacht, dass er die Bewegungen der Thiere auf Empfindungen derselben statt auf physikalische Umstände zurückgeführt hat. Hätte er den anthropomorphen Standpunkt aufgegeben, so würde er bald bemerkt haben, dass seine Versuche nichts anderes aussagen, als dass die stärker brechbaren Strahlen wirksamer sind für die Orientirung der Thiere als die schwächer brechbaren Strahlen.

In keinem der Versuche von Bert, Lubbock und Graber ist der Einfluss der Richtung der Strahlen auf die Orientirung näher untersucht worden. Es ist beispielsweise für Graber selbstverständlich, dass ein Thier deshalb zur Lichtquelle sich bewegt, weil es, wie er sich ausdrückt, „helleliebend" oder „weissliebend" ist. Bewegt es sich in umgekehrter Richtung,

so ist es „dunkelliebend". Lubbock bemerkt gelegentlich[1]: „Ameisen lieben kein Licht in ihren Nestern, wahrscheinlich, weil sie sich dann nicht sicher glauben." Das sind im Wesentlichen die Anschauungen und Resultate der Autoren, die auf „psychologischem" Wege ins Innere der uns hier interessirenden Naturerscheinungen dringen wollten.

Ich habe endlich die heliotropischen Versuche an Infusorien zu erwähnen, die auf der von Sachs geschaffenen Grundlage angestellt sind. Um dem Leser ein Bild dieser Versuche zu geben, stelle ich die wesentlichen, an Euglenen angestellten Beobachtungen zusammen.

Den Einfluss der Richtung der Lichtstrahlen auf diese Infusorien hat Stahl konstatirt[2]. „Diejenigen Individuen, welche nicht frei umherschwammen, sassen mit ihrem zugespitzten Hinterende an dem Objektträger oder an anderen Körpern fest, während das freie Vorderende je nach Umständen der Lichtquelle zugekehrt oder von derselben abgewendet war. Die Längsachse dieser Euglenen fiel, wie bei den frei schwimmenden Individuen, annähernd mit der Richtung des Lichtstrahles zusammen. Auch reagirten diese festsitzenden Exemplare wie die freischwimmenden auf plötzliche Aenderung der Intensität oder der Richtung des sie treffenden Lichtes, nur traten die Reaktionen meist viel langsamer ein. Wurde z. B. der Objektträger plötzlich um 180° gedreht, so trat meist nach erfolgter Kontraktion die vorher eingehaltene Stellung zum Lichte erst langsam wieder ein, während die schwimmenden Individuen unmittelbar nach der Aenderung der Lichtrichtung die vorher eingehaltene Bahn verliessen, um wieder die ursprüngliche Orientirung zum Lichte einzunehmen." Die Abhängigkeit der Wirkungen der Strahlen von ihrer Brechbarkeit hat Engelmann an Euglenen studirt[3]. Nachdem er festgestellt hatte, dass sich die Euglenen bei partieller Beleuchtung des Tropfens allmählich im Lichtbezirke anhäufen,

---

1) Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen. 1883, S. 12.

2) Botanische Zeitung 1880, Nr. 24.

3) Pflügers Archiv Bd. XXIX.

brachte er die Thiere in ein Mikrospektrum. Hier sammelten sich die Thiere an der stärker brechbaren Seite. Es hängt also die Orientirung der Euglenen von der Richtung der Strahlen und zwar der stärker brechbaren ab. Und endlich noch ist zu erwähnen, dass die Lichtempfindlichkeit der Euglenen am vorderen Körperende am grössten ist; doch ist die empfindlichste Stelle nicht etwa, wie man vermuthen sollte, der Pigmentfleck, sondern das vor demselben befindliche farblose Protoplasma.

Von diesen unmittelbar orientirenden Lichtwirkungen, die uns allein hier interessiren, sind gewisse mittelbare Wirkungen des Lichtes auf die Orientirung niederster Organismen scharf zu trennen, die ebenfalls Engelmann zuerst beobachtet hat. Gewisse chlorophyllhaltige Organismen nämlich bleiben, wenn man ihnen die Sauerstoffzufuhr von aussen abschneidet, in denjenigen Theilen des Spektrums, in welchen die Assimilation stattfindet. Stentor viridis, Bursaria, das grüne Pantoffelthierchen, reagiren, wie Engelmann fand[1]), bei normalem Sauerstoffgehalt des Wassers gar nicht auf Licht. Wird dagegen die Sauerstoffzufuhr von aussen herabgesetzt, so kann „die ungenügende Sauerstoffzufuhr von aussen durch die Sauerstoff-Entwickelung der innen im Mesoplasma gelegenen Chlorophyllkörner kompensirt werden“. Unter diesen Umständen kehren die Thiere, wenn sie aus dem belichteten Theile des Tropfens in den beschatteten gelangen, wieder ins Licht zurück. Wurden die Thiere in ein Mikrospektrum gebracht, so sammelten sie sich in denjenigen Partien desselben an, welche energisch die Assimilation befördern. Das umgekehrte aber tritt ein, wenn die Sauerstoffzufuhr von aussen abnorm erhöht wird. Wenn Engelmann einen Strom von reinem Sauerstoff durchleitete, so kehrten die Thiere, wenn sie aus dem dunkeln in den belichteten Theil gelangten, in den dunkeln Raum zurück.

Eine solche mittelbare, durch die Assimilation bedingte Orientirung der Organismen durch das Licht zeigt sich auch

---

1) Pflüger's Archiv Bd. XXIX, 1882, S. 387.

im Verhalten der Purpurbakterien[1]). Dieselben sammeln sich, wie Engelmann fand, in denjenigen Theilen des Spektrums, welche durch den Farbstoff der Bakterien am stärksten absorbirt werden.

Das sind die wesentlichen der bis jetzt bekannten Thatsachen über den Einfluss des Lichtes auf die Orientirung der Thiere. Ausreichend für den Schluss, dass die Abhängigkeit der thierischen Bewegungen vom Lichte die gleiche ist wie die der pflanzlichen Bewegungen, sind nur die an Infusorien angestellten Beobachtungen. Im übrigen Thierreiche fehlen die für diesen Schluss nöthigen Thatsachen oder sind irrige Angaben und Anschauungen verbreitet. Was die letzteren betrifft, so ist es, wie wir sehen werden, grundfalsch zu behaupten, dass gewisse Thiere „helliebend" sind und die Stellen grösster Lichtintensität im Raume aufsuchen, und dass andere „dunkelliebend" sind und sich an die „dunkelste" Stelle begeben, wie man bis jetzt annimmt. Ich werde dem gegenüber nachweisen, dass die Richtung der heliotropischen Progressivbewegung der Thiere lediglich bestimmt ist durch die Richtung der Strahlen, gleichviel, ob die Thiere dabei von Stellen geringerer Lichtintensität zu Stellen grösserer Lichtintensität gelangen oder umgekehrt.

Es ist ferner grundfalsch, zu behaupten, dass eine angebliche „Farbenvorliebe" die Orientirung der Thiere gegen Strahlen verschiedener Brechbarkeit bestimmt; dass etwa die „blauliebenden" Thiere „rothscheu" und die „rothliebenden" „blauscheu" sind, wie das Graber angiebt. Demgegenüber werde ich nachweisen, dass es in Bezug auf die Orientirung gegen eine Lichtquelle weder „rothliebende" noch „blauliebende", weder „roth"- noch „blauscheue" Thiere giebt, sondern nur solche, die entweder zur Lichtquelle hin oder von ihr weg sich bewegen; und dass diese Bewegungen *in gleichem Sinne* unter dem Einflusse der stärker wie der schwächer brechbaren

[1]) Engelmann, Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Bot. Zeitung 1888.

Strahlen erfolgen, nur mit dem rein quantitativen Unterschiede, dass die stärker brechbaren Strahlen ausserordentlich viel wirksamer sind als die schwächer brechbaren Strahlen, die gelegentlich auch ganz wirkungslos bleiben, wie bei der Pflanze.

Was den begrifflichen Standpunkt betrifft, so halte ich es für unangebracht, die beobachteten Bewegungen der Thiere hinzustellen als den Ausdruck einer „Farbenvorliebe“, eines „Farbengefühles“, eines „Lust- oder „Unlustgefühles“ u. dgl. mehr, wie es die meisten modernen Thierphysiologen oder Zoologen thun, die sich mit den Lichtwirkungen im Thierreiche beschäftigen. Ich führe die Bewegungen der Thiere nicht auf derartige hypothetische menschliche Empfindungen und Gefühle derselben zurück, sondern auf solche Umstände, welche auch in der übrigen unbelebten Natur den Ablauf der Erscheinungen bestimmen. Die wirkliche Naturwissenschaft begann damit, dass man, anstatt über das Wesen der Schwerkraft zu fabuliren, die näheren Umstände der Bewegung des fallenden Steines, des Pendels u. s. f. genau bestimmte und möglichst genau und einfach beschrieb. In der Biologie, speziell in Bezug auf die uns hier interessirenden mechanischen Lichtwirkungen kann die Aufgabe des Forschers auch nur darin bestehen, die durch das Licht ausgelösten thierischen Bewegungen ihrer Abhängigkeit nach näher zu bestimmen und zu beschreiben.

IV.

Bemerkungen über die Methode der Versuche. — Der Heliotropismus eines Thieres tritt meist nur in einer bestimmten Epoche seines Daseins deutlich hervor. — Der Heliotropismus eines Thieres kann leicht durch eine besondere Form der Kontaktreizbarkeit verdeckt werden.

Die Thatsachen, die ich nachzuweisen habe, sind von so einfacher Art, dass fast jedes technische Hülfsmittel dabei entbehrt werden kann. Was den Nachweis des wesentlichsten Punktes, der Richtung der Thiere durch den Lichtstrahl, betrifft, so ist es nöthig, darauf zu achten, dass das Licht nur von einer Seite her die Thiere trifft. Es genügt für diese Bedingung, die Versuche in einem Raume anzustellen, welcher nur von einer Seite her Licht erhält. Da die Thiere, mit denen wir es in dieser Abhandlung zu thun haben, dorsiventral sind und ihre Medianebene in die Richtung des Lichtstrahles stellen, so bleiben für den Sinn ihrer Bewegung in dieser Richtung noch zwei Möglichkeiten: entweder sie bewegen sich der Lichtquelle zu (dann nennen wir sie positiv heliotropisch) oder sie bewegen sich von der Lichtquelle weg (in welchem Falle wir sie als negativ heliotropisch bezeichnen)[1].

---

[1]) Einige Botaniker bezeichnen die Orientirungsbewegungen der frei beweglichen pflanzlichen Gebilde gegen Licht als „phototaktische“ im Gegensatze zu den heliotropischen derjenigen Pflanzen, welche keine Progressivbewegungen ausführen können. Da aber die Untersuchungen von Sachs, Stahl und Wortmann

Als Lichtquelle benützte ich im Allgemeinen Himmelslicht und nur wo das besonders angegeben ist, Sonnenlicht.

Was den Nachweis der zweiten Thatsache betrifft, dass wesentlich nur die Strahlen stärkerer Brechbarkeit für die Orientirung wirksam sind, so giebt es für denselben zwei Wege: erstens die Untersuchung im prismatischen Spektrum und zweitens die Untersuchung hinter farbigen Schirmen.

Die Untersuchung des Verhaltens der Pflanzen hinter farbigen Schirmen hat allen Autoren das identische Resultat geliefert, dass es ausschliesslich oder doch vornehmlich nur die stärker brechbaren Strahlen des unsichtbaren Spektrums sind, welche heliotropische Effekte auslösen. Die Untersuchung des Verhaltens der Pflanzen im prismatischen Spektrum hat insoweit ebenfalls zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt, als es sich um Bestätigung der hinter farbigen Schirmen gewonnenen Resultate handelt, dagegen gehen die Meinungen über die Wirksamkeit enger umgrenzter Theile des Spektrums völlig auseinander. Da es sich für mich zunächst nur um Feststellung der Thatsache handelt, dass die Gesetze der thierischen Orientirungsbewegungen mit den entsprechenden im Pflanzenreiche geltenden Gesetzen übereinstimmen, so musste ich mich an die für die Pflanzen wirklich feststehende Thatsache halten und mich zunächst auf den Nachweis beschränken, dass die stärker brechbaren Strahlen des Spektrums die heliotropisch ausschliesslich wirksamen oder doch die wirksameren sind. Zum Nachweise dieses Umstandes verfuhr ich nach der in der Pflanzenphysiologie üblichen Methode. Um die weniger brechbaren Strahlen isolirt auf die Thiere wirken zu lassen, liess ich das Himmelslicht durch Kalibichromatlösung oder Rubinglas gehen; um den Einfluss der stärker brechbaren

---

keinen Zweifel lassen, dass die Vorgänge in beiden Fällen die gleichen sind, so erscheint mir die begriffliche Trennung derselben unberechtigt. Es müsste ja sonst ein „phototaktisches" Thier, wenn man es an der Progressivbewegung hindert, „heliotropisch" werden. Ich bezeichne deshalb die gleichen Vorgänge auch mit dem gleichen Begriffe (vgl. Wortmann, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Botan. Zeitung 1887).

Strahlen gesondert zu prüfen, wählte ich dunkelblaues Kobaltglas oder eine Lösung von Kupferoxydammoniak. Die Schirme wurden spektroskopisch untersucht. Die dunkelrothen Gläser, welche ich anwendete, absorbirten die stärker brechbaren Strahlen völlig und liessen nur die für unser Auge rothen, gelben und einen Theil der grünen Strahlen durch. Die dunkelblauen Gläser absorbirten die schwächer brechbaren für unser Auge rothen und gelben und einen Theil der grünen Strahlen mit Ausnahme eines kleinen Bezirkes im äussersten sichtbaren Roth. Da aber hinter dunkelrothen Gläsern die heliotropischen Erscheinungen nur schwach oder gar nicht eintreten, hinter dunkelblauen aber ebenso scharf wie im gemischten Tageslichte (wie wir noch sehen werden), so können die wenigen durch dunkelblaues Glas gehenden rothen Strahlen nicht die Ursache sein, dass hinter dieser Art von Schirmen die heliotropischen Erscheinungen so energisch auftreten, sondern dieser Effekt kann nur von der Wirksamkeit der stärker brechbaren Strahlen herrühren.

Die übrigen äusseren Umstände, welche bei dem heliotropischen Versuche zu beachten sind, sind so einfacher Natur, dass sie einer besonderen Besprechung an dieser Stelle nicht bedürfen. Wo sie in Betracht kommen, verstehen sie sich von selbst.

Wesentlich dagegen ist der folgende Umstand, der sich auf die bisher nicht bekannte Thatsache gründet, dass der Heliotropismus eines Thieres häufig nur in einer bestimmten, oft entscheidenden Epoche seines Daseins auftritt, um nachher wieder abzunehmen oder zu verschwinden. Ich habe das nur dadurch konstatiren können, dass ich die von mir in dieser Abhandlung geschilderten Thiere Wochen und Monate hindurch beobachtet und meist sogar selbst gezüchtet habe.

So sind z. B. die Raupen von Porthesia Chrysorrhoea nur in einem bestimmten Zeitpunkte energisch positiv heliotropisch, nämlich wenn sie aus dem Gespinnst, in dem sie überwintern, hervorkriechen und noch ungefüttert sind. In dem Augenblicke

ist die ganze Existenz dieser Thiere eine Funktion des Lichtes. Im Freien schlüpfen sie an warmen Tagen im Frühjahre aus. Das Himmelslicht zwingt sie, zur Spitze der Sprosse zu kriechen und hier finden sie an den jungen Knospen ihre erste Nahrung. Im gefütterten Zustande sind sie auch noch positiv heliotropisch, aber viel weniger intensiv. Wer sie in diesem gefütterten Zustande untersuchen würde, würde finden, dass sie nur schwach auf Licht reagiren.

Dagegen ist es nicht etwa ein bestimmter Kalendertermin, der diesen Heliotropismus zeitigt, sondern wann auch immer ich die Thiere (durch Temperaturerhöhung) zum Ausschlüpfen zwang, — zu Beginn des Winters oder zu Beginn des Sommers — nach dem Ausschlüpfen sind sie unermüdlich darin, zur Lichtquelle zu kriechen.

Die geflügelten Ameisen sind nur zu einer bestimmten Epoche ausgesprochener Weise vom Lichte abhängig: nämlich zur Epoche der Begattung. Dieselben Thiere, die ich zur Zeit des Hochzeitsfluges ausgesprochen heliotropisch fand, waren noch wenige Tage vorher gegen Licht so gut wie indifferent. Ebenso wurde auch später wieder bei diesen Ameisen der Heliotropismus durch eine andere Form der Reizbarkeit ganz verdrängt, nämlich durch eine im Thierreiche nicht seltene, sehr merkwürdige Form der Kontaktreizbarkeit, über welche ich gleich einiges nähere sagen werde.

Bei den Fliegenlarven begegnet man zu verschiedenen Epochen der Larvenperiode ganz verschiedenen Formen der heliotropischen Reizbarkeit. Bei ganz jungen, frisch ausgekrochenen Thieren ist der negative Heliotropismus wenig scharf ausgeprägt; dagegen richten diese Thiere die Bauchseite ihres Körpers gegen eine hinreichend intensive Lichtquelle, ohne sich sonst um die Richtung der Strahlen zu kümmern. Sind die Larven völlig ausgewachsen, so sind sie die geeignetsten Thiere, um (bei hinreichender Intensität des Lichtes) zu zeigen, dass sie ihre Medianebene scharf in die Richtung des Lichtstrahles stellen. Ich glaube, dass dieses epochale Hervortreten der heliotropischen Reizbarkeit für die Lebensgestaltung der

Thiere eine grosse Rolle spielt. Die periodischen Wanderzüge mancher Thiere (z. B. der Zugvögel) könnten möglicher Weise darauf zurückzuführen sein.

Bekannt ist dagegen der Umstand, dass die Reizbarkeit im Larvenzustande eines Thieres ganz entgegengesetzter Art sein kann als im geschlechtsreifen Zustande.

Diese Erscheinung ist eine in der Natur sehr verbreitete. Die Fliegenlarve ist negativ heliotropisch, während die Imago der Fliege von der Lichtquelle angezogen wird; ebenso ist es beim Maikäfer u. v. a. Ich fand diese Inversion der Reizbarkeit beim Uebergange aus dem Larven- in den geschlechtsreifen Zustand so häufig, dass ich eine Zeit lang glaubte, sie sei die Regel. Das ist aber nicht der Fall. Die Raupen z. B. haben nach meiner bisherigen Erfahrung und nach dem, was ich in der Litteratur darüber finde, durchweg das gleiche Verhalten gegen eine Lichtquelle wie die Imago.

Das Verhalten eines Thieres ist bestimmt durch die Gesammtheit der Formen seiner Reizbarkeit; deshalb kann die heliotropische Reizbarkeit verdeckt werden, wenn eine andere Art der Reizbarkeit des Thieres sehr mächtig ist. Das geschieht namentlich oft durch eine besondere Art von Kontaktreizbarkeit, die meines Wissens noch nicht konstatirt ist. Viele Insekten sind gezwungen, ihren Körper in ganz bestimmter Weise gegen die Oberfläche fester Körper einzustellen. Ich wurde auf die Erscheinung aufmerksam, als ich, um den thierischen Geotropismus zu studiren, die Thiere an geometrisch einfachen, von Ebenen begrenzten Körpern sich bewegen liess. Dabei stellte es sich heraus, dass die Thiere sich selten in der freien Ebene aufhielten, sondern dass sie meist an den Kanten, namentlich den vertikalen, sich festsetzten. Merkwürdig aber ist, dass es Thiere giebt, die konstant die konkave Seite der Kanten von Hohlwürfeln aufsuchen, während andere Thiere ebenso konstant an der konvexen Seite sich bewegen. Als ein Beispiel der letzten Art dient die Raupe von Porthesia chysorrhoea, über die ich noch sprechen werde. Die andere Form dieser

Kontaktreizbarkeit, das Aufsuchen der konkaven Seite der Kanten, ist ungemein häufig. Ich fand, dass die Thiere, welche dieses Verhalten in Hohlwürfeln zeigen, die Neigung haben, ihre Körperoberfläche möglichst allseitig an andere feste Körper anzuschmiegen. Diese Reizbarkeit hält sie im Inneren der Hohlwürfel an den Kanten fest. Wie diese Art von Reizbarkeit leicht mit der Reizbarkeit gegen Licht verwechselt werden und zu Irrthümern über das Verhalten der Thiere gegen Licht führen kann, geht am besten aus folgenden Beobachtungen hervor.

Ich beobachtete mehrere Wochen hindurch eine grössere Zahl von Schmetterlingen, einer Eulenart Amphipyra.

Die Thiere sind dadurch so auffallend, dass sie weniger Flugthiere als vollkommene Laufthiere sind. Die Schnelligkeit ihrer Gehbewegungen erinnert an die flinken Bewegungen der Küchenschaben oder der Ameisen. Während ich nun sonst bei allen Schmetterlingen das gleiche Verhalten gegen Licht gefunden hatte, nämlich positiven Heliotropismus, machte ich bei Amphipyra die Beobachtung, dass sie, freigelassen, nicht ihren Flug zum Fenster nahmen, sondern im Gegentheil an die nächste Wand oder auf den Boden flogen und sich nun hier in hurtigem Laufe wie eine Küchenschabe unter den ersten besten Gegenstand verkrochen. Das machte ganz den Eindruck, als ob die Thiere eine Lichtquelle fliehen. Gleichwohl liess es sich nachweisen, dass die Thiere sich zur Lichtquelle hinbewegen und dass die Neigung, sich zu verkriechen, auf der erwähnten Form der Kontaktreizbarkeit beruht. Was das erstere betrifft, so gelang regelmässig folgender Versuch. Brachte man des Abends eine Lampe in die Nähe des Behälters, in welchem die Thiere sassen, so flogen diejenigen, welche überhaupt auf Licht reagirten, ausnahmelos mit grosser Heftigkeit gegen die Seite des Behälters, welche der Lichtquelle zugekehrt war. Nie kam der Flug in entgegengesetzter Richtung vor. Die Erscheinung war zweifellos und eindeutig. Was die Kontaktreizbarkeit betrifft, so sammelten sich die Thiere in einem viereckigen Holzkasten, der oben mit einer

Fensterscheibe bedeckt war, an den 4 vertikalen (konkaven) Kanten. Dabei war ihnen die Orientirung gegen die Lichtquelle gleichgültig. Um aber in dieser Hinsicht ganz sicher zu gehen, bediente ich mich folgender Methode. Ich brachte eine Platte aus Fensterglas so nahe über dem Boden des Behälters und parallel zur Ebene des Bodens an, dass die Thiere eben im Stande waren, sich zwischen Boden und Fensterglas einzuzwängen. Die Glasplatte war dem Lichte völlig ausgesetzt. Die Thiere nun, die zufällig an den Rand der Glasplatte kamen, krochen auch unter dieselbe und blieben hier dem Lichte exponirt, jedoch oben und unten im Kontakt mit festen Körpern sitzen. Am nächsten Tage waren alle Thiere unter der Glasplatte. Es war also der Zwang ihre Körperoberfläche mit anderen festen Körpern in Berührung zu bringen (aber nicht eine Scheu vor dem Licht), welcher sie trieb, sich unter feste Körper zu verkriechen.

Legte ich den Thieren ein Knäuel Papier in den Behälter, so verkrochen sie sich theils unter dasselbe, theils in die Falten des Papieres. In Freiheit halten sich diese Schmetterlinge zwischen Ritzen der Baumrinde oder am Boden von Wiesen auf.

Forficula auricularia (Ohrwurm) findet sich häufig in vertikalen Spalten (z. B. zwischen Thüre und Angel am Eingange von Gärten). Ich konnte mir regelmässig solche Thiere in der Weise für meine Versuche verschaffen, dass ich ein grosses Netz aus Shirting im Garten an die Spitze eines kleinen Weinstockes hing. Die Thiere krochen dann in die Falten des Netzes. Diese Thiere bewegen sich thatsächlich von der Lichtquelle fort, sie sind negativ heliotropisch; aber es wäre falsch, die Neigung der Thiere, sich in den Falten des Netzes zu verkriechen, auf den negativen Heliotropismus zurückzuführen. Wenn ich bei diesen Thieren den Versuch mit der Glasplatte anstellte, so zwängten sich die Thiere unter die Glasplatte und liessen sich lieber hier dem vollen Tageslichte aussetzen, als dass sie vor dem Lichte sich verkrochen. In Hohlwürfeln gingen die Thiere auch an die hohlen Kanten, aber sehr merkwürdig war es, dass man die Thiere selten auf der freien

Ebene, sondern meist an der Kante entlang laufen sah, als ob sie den seitlichen Kontakt mit einem festen Körper immer nöthig hätten.

Ich glaube, dass diese Art von Kontaktreizbarkeit auch der von J. Dewitz beobachteten wichtigen Erscheinung zu Grunde liegt, dass die Spermatozoen gezwungen sind, festen Körpern eine bestimmte Seite ihrer Körperoberfläche zuzuwenden [1]). Vermöge dieser Art von Reizbarkeit kann, wie Dewitz gezeigt hat, ein Spermatozoon, sobald es an die Oberfläche des Deckglases resp. des Objektträgers gekommen ist, dieselbe nicht mehr verlassen. Ich habe die gleiche Erscheinung bei hypotrichen Infusorien beobachtet. Dieselben wenden festen Körpern eine bestimmte Seite ihres Körpers, nämlich die Bauchseite zu. Dieselben gleichen auch darin den von Dewitz beobachteten Spermatozoen, dass sie immer nur in einem bestimmten Sinne die Richtung ihrer Bewegung ändern, so dass man am Deckglase eines mikroskopischen Präparates nur solche Infusorien findet, bei denen die neue Richtung der Bewegung von der vorausgehenden (von oben gesehen) immer nur nach links abweicht, während am Objektträger nur solche Infusorien sich finden, bei denen die Richtung der neuen Bewegung immer nach rechts von der voraufgegangenen abweicht.

Um diese Art von Kontaktreizbarkeit von anderen Formen der Kontaktreizbarkeit der Thiere (z. B. auf Berührung hin sich zusammenzurollen oder Progressivbewegungen nach rückwärts oder vorwärts auszuführen etc.) zu unterscheiden, bezeichne ich die Eigenthümlichkeit der Thiere, ihren Körper in einer bestimmten Weise gegen die Oberfläche anderer fester Körper einzustellen, als Stereotropismus.

Das Zusammenwirken der übrigen Formen thierischer Reizbarkeit mit dem Heliotropismus ist einfacher Art, so dass es, wo ich darauf eingehen muss, ohne weitere Vorbemerkungen verständlich ist.

1) J. Dewitz, Ueber Gesetzmässigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen, Pflügers Archiv Bd. 38. 1886.

V.

Der positive Heliotropismus der Raupen von Porthesia chrysorrhoea.

Ich will an den Raupen einer Spinnerart, Porthesia chrysorrhoea (Goldafter), die Thatsachen entwickeln, in welchen sich die Identität des thierischen und pflanzlichen Heliotropismus manifestirt. Ich wähle solche Versuche, die unter den angegebenen Bedingungen nach meinen Erfahrungen immer gelingen, und welche in derselben Form an den meisten der in dieser Schrift behandelten Thierarten ablaufen.

1. Die Richtung der Progressivbewegung der Thiere ist bestimmt durch die Richtung der Lichtstrahlen.

In einem Reagenzglase befindet sich eine grössere Zahl — etwa 100 Stück — von kleinen, gesellig lebenden Raupen von Porthesia chrysorrhoea, die eben aus dem Gespinnst, in welchem sie überwintert haben, ausgekrochen sind. Sie haben noch kein Futter bekommen und werden in diesem nüchternen Zustande der Wirkung des Lichtes ausgesetzt. Die Temperatur des Zimmers muss über 12—15° C. betragen, da sonst die Thiere sich dicht zusammendrängen und von neuem in einen schlafähnlichen Zustand gerathen, in welchem sie weder durch Licht, noch durch Schwerkraft reizbar sind.

Versuch 1. Legen wir das Reagenzglas auf eine horizontale Tischplatte, die mit schwarzem, matt glänzenden Papier überzogen ist, und richten wir die Längsachse des Glases senkrecht gegen die Ebene des Fensters, so werden zunächst die über das ganze Glas zerstreuten Thiere in einem einheitlichen Sinne orientirt. Sie kriechen an die obere Seite des Glases, richten den Kopf gegen das Fenster und kriechen so, die Bauchseite und den Kopf der Lichtquelle zugewendet, unter fortwährenden pendelartigen Seitwärtsbewegungen des Kopfes in gerader Richtung an die Fensterseite des Reagenzglases. Der Vorgang erfordert je nach der Temperatur und dem Zustande der überwinterten Thiere etwa eine bis fünf Minuten. Alle ohne Ausnahme (wenn sie nicht etwa krank sind) begeben sich in der Richtung der Lichtstrahlen an die Fensterseite des Glases. Dreht man das Glas um 180^0, so wiederholt sich der Vorgang, die Thiere kriechen genau wie vorhin an die Fensterseite des Glases. Man kann das Glas umdrehen so oft man will, die Thiere korrigiren stets sofort ihre Einstellung gegen das Licht, bis sie wieder Kopf- und Bauchseite gegen das Licht gekehrt haben und an der Fensterseite des Reagenzglases angelangt sind. Bleibt aber die Lage des Glases unverändert dieselbe, so bleiben die Thiere auch unverändert an der Fensterseite des Reagenzglases dichtgedrängt sitzen, und zwar sitzen sie hier im Allgemeinen so, dass sie der Lichtquelle die Bauchseite zukehren, wobei die basale Seite des Reagenzglases leer bleibt.

Versuch 2. Legt man das Glas auf den horizontalen Tisch mit der Längsachse parallel zur Ebene des Fensters, so vertheilen sich die Thiere allmählich gleichmässig über das ganze Glas; jedoch so, dass sie wieder die Bauchseite dem Fenster zukehren. Die Basis des Reagenzglases bleibt in Folge dessen wieder im Allgemeinen frei von Thieren. Bildet jedoch die Längsachse des Reagenzglases einen wenn auch nur kleinen Winkel mit der Ebene des Fensters, so wandern die Thiere nach dem Ende des Glases, das dem Fenster

am nächsten ist und bleiben hier wiederum in der angegebenen Orientirung sitzen.

Versuch 3. Das Reagenzglas ist senkrecht gegen die Ebene F des Fensters gerichtet und die Thiere befinden sich zu Beginn des Versuches an der Fensterseite B des Glases (Fig. 1). Wir bedecken jetzt die Hälfte des Glases, welche dem Fenster nahe liegt, mit einem undurchsichtigen Karton K. Dann ereignet sich Folgendes. Die Thiere erscheinen alsbald an der Zimmerseite A des Kartons; sobald sie aber aus dem Karton K hervorgekommen sind und bei A sich befinden, drehen sie sich wieder mit dem Kopfe gegen das Fenster, gehen bis zum Karton und bleiben nun hier an der Grenze des bedeckten und unbedeckten Theiles des Reagenzglases bei A sitzen und zwar an der oberen Seite des Reagenzglases. Das Merkwürdige ist, dass sie sich nicht über den ganzen hellerleuchteten Theil des Reagenzglases verbreiten. Die Erklärung dieses Vorganges ist die folgende. Sobald die an der Fensterseite bei B sitzenden Thiere vom Karton bedeckt werden, werden sie nunmehr von den schwachen Strahlen desjenigen Lichtes getroffen, das von den Zimmerwänden her reflektirt wird. Diesen Strahlen folgen die Thiere und gelangen in den unbedeckten Theil des Reagenzglases. Sobald sie aber bei A wieder von den viel stärkeren Strahlen des Himmelslichtes getroffen werden, werden sie sofort wieder mit dem Kopfe gegen das Fenster gedreht, sie gerathen dann sogleich wieder unter den Karton, der das Himmelslicht abhält, werden wieder vom Zimmerlichte nachgezogen u. s. f., bis sie endlich im unbedeckten Theile des Glases dicht an der Grenze des vom Karton bedeckten bei A sich festsetzen.

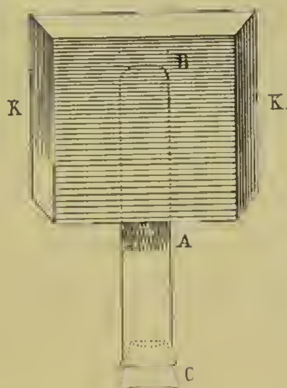


Fig. 1.

Man beobachtet thatsächlich, dass die Thiere anfangs, ehe sie sich festsetzen, an der Grenze des bedeckten und offenen Theiles des Reagenzglases in engem Kreise herumgetrieben werden.

Sitzen die Thiere zu Anfang des Versuches nicht an der Fensterseite, sondern an der Zimmerseite des Reagenzglases bei C, so wandern sie ebenfalls wieder fensterwärts bis zum Karton nach A. Schiebt man das Glas weiter zimmerwärts, während der Karton liegen bleibt, so setzen sich die Thiere sofort wieder in Bewegung und wandern wieder an den Rand des Kartons. Liegt das Glas wieder horizontal und mit der Längsachse parallel zum Fenster, so zerstreuen sich die Thiere über die ganze Länge der vom Karton nicht bedeckten Partie des Glases, aber immer an der Fensterseite desselben.

Nach der bis jetzt bei Zoologen und Thierphysiologen herrschenden Anschauung hätte man die Bewegung der Raupe nach der Fensterseite etwa so dargestellt, als ob die Thiere „helliebend" seien und demgemäss von Stellen geringerer Licht-Intensität zu Stellen grösserer Intensität gingen. Dass es aber hierbei auf die Richtung der Strahlen und nicht auf Unterschiede der Intensität ankommt, geht aus folgenden Versuchen hervor:

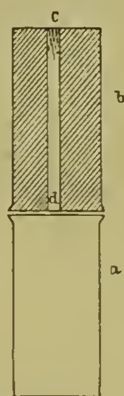


Fig. 2.

Versuch 4. Die Thiere befinden sich in einem Glascylinder a von etwa 3 cm Durchmesser, der dem Lichte allseitig Durchgang gewährt (Fig. 2). Ein zweites Glas b von dem gleichen Durchmesser ist auf der ganzen Oberfläche mit Ausnahme eines 2 mm breiten Streifens cd mit dickem, auf der Innenseite schwarzem nicht glänzendem Papier überzogen. Legt man nun die beiden Gläser auf eine horizontale Tischplatte fest aneinander, richtet man ihre Längsachse senkrecht gegen

die Ebene F des Fensters und ist die für das Licht durchgängige Seite cd des Glases b nach oben gekehrt, so wandern die Thiere aus dem Glase a in das Glas b, ohne beim Uebergange von a nach b zu stutzen oder umzukehren und zwar gehen sie in b an der belichteten Seite cd entlang nach der Fensterseite c des Glases. Die Gesammtmenge des Lichtes, von dem jede einzelne Raupe getroffen wird, ist aber in dem Glase b erheblich geringer als im Glase a, da ja in ersterem alle seitlichen Strahlen abgeblendet sind und das Thier nur Strahlen auf die Bauchseite empfängt; während im Glase a das Thier fast allseitig von Lichtstrahlen getroffen wird, von denen allerdings die von oben und vorn einfallenden der Intensität nach die stärksten sind. Die Thiere gehen also in der Richtung der Lichtstrahlen zur Lichtquelle, selbst wenn sie dabei — nach menschlicher Empfindungsweise geschätzt — aus einem „hellen“ in einen „dunkeln“ Raum geführt werden.

An der übrigen Innenfläche des Glases b findet man bei dieser Versuchsanordnung im Allgemeinen kein Thier. Dreht man die beiden Gläser um, sodass a an der Fensterseite, b an der Zimmerseite liegt, so wandern die Thiere natürlich wieder fensterwärts aus b nach a.

Die bisher erwähnten Versuche sind in diffusem Tageslichte angestellt. Bringen wir die Thiere in direktes Sonnenlicht, so verlaufen die Versuche in derselben Weise wie im diffusen Tageslichte. Legt man das Glas mit der Längsachse in die Richtung der Strahlen, so bewegen sich die Thiere in der Richtung der Strahlen gegen die Sonne hin und bleiben an dem der Sonne zugewendeten Ende des Glases dichtgedrängt dauernd sitzen, obwohl die hohe Temperatur ihnen in ihrem Hungerzustande nicht zuträglich ist. Legt man das Glas mit der Längsachse senkrecht gegen die Strahlen, so vertheilen sich die Thiere über die ganze Länge des Glases, bleiben aber an der Sonnenseite desselben. Im direkten Sonnenlichte verlaufen die Orientirungsbewegungen nur viel rascher als im diffusen Tageslichte.

Versuch 5. Durch das Fenster F fällt ein schmales Bündel SS direkten Sonnenlichtes schräg zur Ebene des Fensters auf eine horizontale Tischplatte (Fig. 3). Der vom Sonnenlichte nicht getroffene Theil der Tischplatte wird von Strahlen diffusen Tageslichtes getroffen. Sorgt man dafür, dass die Thiere zu Beginn des jetzt zu schildernden Versuches am Ende a des Glases gesammelt sind und legt man das Glas so auf die Tischplatte, dass a im direkten Sonnenlichte, die andere Hälfte b des Reagenzglases im diffusen Tageslichte liegt, dass aber b der Ebene des Fensters näher ist als a, so ereignet sich folgendes:

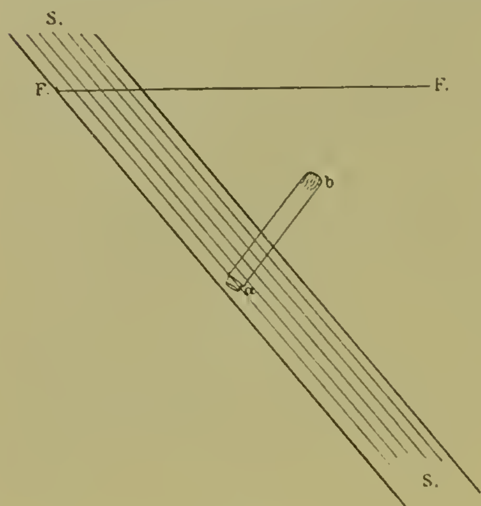


Fig. 3.

Die Thiere wandern von a aus durch das Bündel direkten Sonnenlichtes nach b ins diffuse Tageslicht und bleiben hier an der Kuppe des Glases sitzen. Sie überschreiten, ohne einen Versuch zur Umkehr in das direkte Sonnenlicht zu machen, die Grenze von diesem in das diffuse Tageslicht.

Dieser Versuch ist nur verständlich bei der Annahme, dass die Orientirung der Thiere durch die Richtung der Strahlen bestimmt ist. Der anziehenden Kraft der direkten Sonnenstrahlen hält der Widerstand des Glases das Gleichgewicht. Ausser den direkten Sonnenstrahlen wirken noch die Strahlen des Himmelslichtes. Den in der Richtung b → a verlaufenden Strahlen des Himmelslichtes kann und muss das Thier folgen. Wollte man, wie es bei Zoologen üblich ist, annehmen, dass diese Thiere „die Helligkeit lieben" — oder korrekter, dass sie das intensivere Licht vorziehen — so ist gar nicht einzusehen, warum sie nicht im direkten Sonnenlichte sitzen bleiben oder wenigstens sich scheuen, in das diffuse Tageslicht zu wandern.

Wiederholt man denselben Versuch nur mit dem Unter-

schiede, dass b im direkten Sonnenlichte und a im diffusen Tageslichte sich befindet und sitzen die Thiere wieder anfangs bei a, so wandern sie wie vorhin gegen das Fenster nach b, diesmal also in das direkte Sonnenlicht, um hier wie vorhin *dauernd* sitzen zu bleiben.

Dass der Versuch ebenso verläuft, wenn man das ganze Glas in das diffuse Tageslicht bringt und der Winkel des Glases mit der Ebene des Fensters derselbe bleibt, ist schon früher hervorgehoben.

Nach alledem wird, wie ich glaube, Niemand daran zweifeln, dass die Richtung der Progressivbewegung der Raupen von Porthesia chrysorrhoea bestimmt ist durch die Richtung der Strahlen einer Lichtquelle und nicht durch die Unterschiede der Intensität des Lichtes an den verschiedenen Stellen im Raume. Die positiv heliotropischen Thiere sind gezwungen, den oralen Pol der Lichtquelle zuzuwenden und in der Richtung der Strahlen zur Lichtquelle zu wandern.

2. Die Abhängigkeit der Orientirungs-Bewegungen von der Brechbarkeit der Strahlen.

Ich will nun zeigen, *dass bei den Raupen von Porthesia chrysorrhoea vorwiegend die stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums die Orientirung bewirken.*

Versuch 1. Legen wir das Reagenzglas auf eine horizontale Tischplatte und bedecken wir dasselbe mit einem Gehäuse von dunkelblauem Glase, so verhalten sich die Thiere ebenso, wie wenn das Reagenzglas unbedeckt ist. Sie gehen sofort und ausnahmslos auch in diffusem Tageslichte *geradlinig* an die Fensterseite des Glases und bleiben hier sitzen. Legen wir statt des dunkelblauen ein Gehäuse von rothem Glase auf, das unserem Auge viel heller erscheint als das blaue Glas, so tritt im Allgemeinen bei Anwendung von diffusem Tageslichte zunächst gar keine Aenderung in der Orientirung der Thiere

ein; nach längerer Zeit aber sammeln sich die Thiere auch unter dem rothen Glase an der Fensterseite des Behälters. Dagegen geht bei Anwendung von direktem Sonnenlichte die Orientirung rascher vor sich. Genau das Gleiche beobachtet man, wenn man statt des blauen Glases eine blaue Lösung von Kupferoxydammoniak und statt des Rubinglases eine Lösung von Kalibichromat anwendet. Dasselbe gilt für die folgenden Versuche, ohne dass ich es jedesmal noch besonders hervorhebe. Der Versuch beweist, dass 1. die stärker brechbaren Strahlen denselben Effekt haben, wie die gemischten Strahlen, und dass 2. die schwächer brechbaren Strahlen dem Sinne der ausgelösten Bewegung nach ebenso wie die stärker brechbaren Strahlen, der Intensität des ausgelösten Effektes nach aber schwächer wirken. Der Versuch beweist ferner, dass es falsch wäre, etwa nach Art der „Psychozoologen" zu behaupten, dass die Thiere „blauliebend" und „rothscheu" seien; denn in letzterem Falle hätten sie unter rothem Glase nach der Zimmerseite wandern müssen; sie wanderten jedoch unter dem rothen Glase ebenfalls nach der Fensterseite. Die Thiere sind weder „blauliebend" noch „rothscheu", sondern, wie pflanzliche Gebilde, einfach positiv heliotropisch und die blauen Strahlen sind nur heliotropisch wirksamer als die rothen. Es besteht, wie ich hier ein für allemal hervorheben will, kein Gegensatz im Sinne der hinter dem blauen und rothen Schirme durch Licht ausgelösten Bewegungen, sondern nur ein Unterschied in der Geschwindigkeit und Präcision der Orientirungsbewegungen.

Versuch 2. Das Reagenzglas liegt wieder auf der horizontalen Tischplatte mit der Längsachse senkrecht zur Ebene des Fensters. Die kleinen Raupen befinden sich zu Beginn des Versuches an der Zimmerseite des Glases. Wir bedecken die dem Fenster zugekehrte Hälfte des Reagenzglases mit einem Gehäuse von dunkelblauem Glase; der Versuch verläuft gerade so, wie wenn das Reagenzglas unbedeckt bleibt. Die Thiere wandern an die Fensterseite des Reagenzglases und

bleiben hier unter dem blauen Gehäuse sitzen. Stellen wir den Versuch in der gleichen Weise an, nur dass wir das blaue Gehäuse nicht an der Fensterseite, sondern an der Zimmerseite auflegen, so wandern die Thiere ebenfalls wieder an die Fensterseite des Behälters und bleiben ebenfalls wieder hier sitzen. Der Versuch beweist, dass die stärker brechbaren Strahlen allein ebenso wirken, wie das gemischte Licht, und der Umstand, dass die Thiere aus dem unbedeckten Theile des Behälters unter das dunkelblaue Gehäuse gehen, zeigt zweitens wieder, was wir schon früher bewiesen haben, dass die positiv heliotropischen Thiere auch dann der Richtung der Strahlen folgen, wenn sie dabei von Stellen stärkerer Lichtintensität zu Stellen geringerer Lichtintensität gelangen.

Versuch 3. Das Reagenzglas liegt wieder horizontal und mit der Längsachse senkrecht gegen das Fenster. Die Thiere sitzen zu Beginn des Versuches an der Fensterseite des Glases. Wir legen an der Fensterseite ein Gehäuse von rothem Glase auf (das uns viel heller erscheinen darf als das vorhin aufgelegte blaue Glas). Die Thiere erscheinen alsbald nach dem Auflegen des rothen Glases an der Zimmerseite desselben und sammeln sich an der Grenze des unbedeckten und des vom rothen Gehäuse bedeckten Theiles des Behälters. Sassen die Thiere zu Beginn des Versuches an der Zimmerseite des Behälters, so gehen sie ebenfalls nur bis zu dieser Grenze.

Es verläuft also der Versuch beim Auflegen des rothen Glases ebenso wie der früher erwähnte Versuch beim Auflegen eines undurchsichtigen Kartons. Dieser Versuch beweist in Verbindung mit dem vorhergehenden, dass in gemischtem Lichte fast allein die stärker brechbaren Strahlen heliotropisch wirksam sind. Da wir jedoch vorhin sahen, dass die durch ein rothes Glas oder eine rothe Lösung hindurchgegangenen Strahlen nicht absolut unwirksam sind, so zeigt dieser Versuch ferner, dass das schwache, von der Wand des Zimmers reflektirte Himmelslicht, das aber

blaue Strahlen enthält, wirksamer ist, als das durch das rothe Glas gegangene direkte Himmelslicht. Darum werden die an der Fensterseite unter dem rothen Gehäuse sitzenden Thiere an die Zimmerseite des Gehäuses gelockt und hier von den Strahlen des Tageslichtes festgehalten, wie ich das schon bei dem Versuche mit dem undurchsichtigen Karton ausgeführt habe.

Versuch 4. Legt man das Glas wie vorhin mit der Längsachse senkrecht gegen das Fenster und überdeckt man dasselbe an der Fensterseite mit rothem, an der Zimmerseite mit blauem Glase, so sammeln sich die Thiere an der Grenze des rothen und blauen Glases unter dem blauen Glase.

Versuch 5. Stellt man das Reagenzglas mit der Längsachse parallel zum Fenster, so vertheilen sich die Thiere über die ganze Länge des mit blauem Glase bedeckten Theiles ihres Behälters.

Aus all diesen Versuchen folgt, dass es wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen sind, welche die Orientirung der Raupen von Porthesia chrysorrhoea bedingen. Diese Thatsache mit der zuerst nachgewiesenen ergiebt, dass die Thiere wesentlich durch die stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums gezwungen werden, ihre Medianebene nahezu in die Richtung der Lichtstrahlen zu stellen und in dieser Richtung sich zur Lichtquelle zu bewegen.

Der einzige Unterschied zwischen dem Heliotropismus dieser Thiere und demjenigen pflanzlicher Gebilde ist der, dass bei den Raupen die schwächer brechbaren Strahlen nicht so vollkommen unwirksam sind, wie das bei vielen Pflanzen der Fall ist. Doch sind über diesen Punkt noch genauere Untersuchungen im prismatischen Spektrum anzustellen.

3. Ueber die Abhängigkeit der Orientirungs-Bewegungen von der Intensität der Lichtstrahlen.

Es ist eine Eigenthümlichkeit aller thierischen wie pflanzlichen Reizerscheinungen, dass nur von einer gewissen Intensität an die äussere Reizursache im Stande ist, Reizwirkungen auszulösen. Es lässt sich leicht zeigen, dass bei zunehmender Dämmerung alsbald ein Zeitpunkt eintritt, in welchem das durchs Fenster fallende Himmelslicht nicht mehr im Stande ist, die Raupen von Porthesia chrysorrhoea anzulocken.

Befinden sich die Thiere zwischen 2 Lichtquellen, deren Intensität verschieden ist, so überwiegt die Wirkung der intensiveren Lichtquelle. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man die Thiere in ein Zimmer bringt, in welches von entgegengesetzten Seiten her Licht einfällt. Die Thiere wandern unter gleichen äusseren Umständen gegen das ihnen nähere Fenster. Eine obere Grenze der Lichtintensität lässt sich für die Thiere nicht konstatiren, da direktes Sonnenlicht noch wirksam ist. Künstliche Lichtquellen, welche stärker brechbare Strahlen enthalten, wirken von einer gewissen Intensität an, ebensowohl richtend auf die Thiere wie natürliche Lichtquellen. In einem dunklen Zimmer werden die Raupen ebenso mächtig von einer Petroleumflamme angelockt wie die Motten. Nur kommt es bei den Raupen zu keiner Verbrennung, weil die Geschwindigkeit ihrer Progressivbewegung gering ist und sie Zeit haben umzukehren, ehe sie die Zone der tödtlichen Temperatur erreicht haben. Die Eigenthümlichkeit, von der Kerzenflamme angelockt zu werden, findet sich also auch bei solchen Thieren, welche auch vom direkten Sonnenlichte angezogen werden, gerade wie bei positiv heliotropischen Pflanzen,

4. Das Licht wirkt bei konstanter Intensität dauernd als Reizursache.

Lässt man das Reagenzglas, das mit der Längsachse senkrecht gegen die Ebene des Fensters gerichtet ist, unverändert liegen, so bleiben die Thiere dauernd an der Fensterseite des-

selben sitzen. Man kann auch unter diesen Umständen ruhig das Glas an der Zimmerseite öffnen, ohne dass auch nur ein Thier seinen Platz verlässt und aus dem Käfig entweicht. Aber merkwürdig ist es, dass die Thiere, wenn das Glas den Tag über liegen geblieben ist, auch des Nachts sitzen bleiben. Ich habe so die Thiere mehrere Tage in einem Reagenzglase gehalten, das an der Zimmerseite offen war. Als ich aber dieses Glas am Tage um 180° drehte, dauerte es kaum 2 Minuten, bis alle Thiere an das jetzt dem Fenster zugewendete offene Ende des Glases gewandert waren. Nunmehr krochen sie natürlich aus dem Glase heraus. Ohne eine äussere Reizursache verlassen also die Thiere, wenn das Licht fehlt, den unter dem Einflusse des Lichtes gewählten Ort im Allgemeinen nicht.

5. Ueber den negativen Geotropismus und die Kontaktreizbarkeit der Raupen von Porthesia chrysorrhoea.

Der Leser wird vielleicht bemerkt haben, dass in allen bisher erwähnten Versuchen das Glas, in welchem die Raupen sich befanden, mit der Längsachse horizontal gelegt wurde. Das geschah deshalb, weil die Thiere nicht nur in Bezug auf die heliotropische Reizbarkeit, sondern auch in Bezug auf die geotropische Reizbarkeit sich ganz wie die pflanzlichen Gebilde verhalten, aus deren Substanz ihr Körper sich aufbaut. Wie auch so häufig bei positiv heliotropischen Pflanzentheilen, so finden wir auch bei unseren Raupen negativen Geotropismus, d. h. die Thiere werden durch die Schwerkraft gezwungen, vertikal aufwärts zu kriechen und an der höchsten Stelle des Glases sitzen zu bleiben. Man stellt diese Versuche in einem dunklen Raume an. Die Längsachse des Glases hat die Richtung der Vertikalen. Wenn man nun das Glas umkehrt und den oberen Pol zum unteren macht, so kriechen die Thiere immer wieder die vertikale Wand empor. Lässt man das Glas ruhig stehen, so bleiben auch die Thiere an der höchsten Stelle des Glases sitzen. Es ist bei diesen geotropischen wie bei den heliotropischen Versuchen nöthig, dass die Temperatur des Zimmers mindestens 15°, wenn möglich aber

$20^0 - 22^0$ beträgt. Am allereinfachsten ist es, das Reagenzglas der Längsachse nach in vertikaler Stellung in die Tasche zu stecken. In wenigen Augenblicken befinden sich die Thiere an der höchsten Stelle des Glases. Die höhere Temperatur erhöht die geotropische Reizbarkeit der Thiere.

Es muss uns nun fraglich erscheinen, ob wir vorhin bei der Besprechung des Heliotropismus der Thiere berechtigt waren, den Umstand, dass die Thiere an der oberen Seite des Glases kriechen und die Bauchseite gegen das Licht wenden, als eine Lichtwirkung aufzufassen; es könnte sich ja hierbei auch um eine geotropische Reizerscheinung handeln. Um das zu entscheiden, setzen wir die Thiere wieder in ein Reagenzglas, das bis auf einen etwa 2 mm langen Streifen mit dickem, innen schwarzem Papier beklebt ist. Die schmale Seite, durch welche Licht in das Glas einfallen kann, richten wir nach unten und sorgen dafür, dass durch einen Spiegel diffuses Tageslicht von unten her in den Spalt einfällt. Die Thiere sammeln sich sofort an der basalen belichteten Seite des Glases. Der Heliotropismus ist also mächtiger als der Geotropismus, selbst wenn nur schwaches diffuses Tageslicht zur Verwendung gelangt.

Die geotropischen Versuche gelingen nur dann, wenn die Thiere längere Zeit im Lichte sich befunden und sich nicht festgesetzt haben. Waren die Thiere längere Zeit im Dunkeln und lag das Glas ruhig, so kriechen sie nicht nach oben. Es überwiegt stets die orientirende Wirkung des Lichtes über die der Schwerkraft. Die Schwerkraftwirkungen scheinen wie die Lichtwirkungen nur in gewissen Lebensperioden deutlich hervorzutreten; sie sind wenigstens nicht immer sicher zu demonstriren.

Die Kontakt-Reizbarkeit der Raupen von Porthesia chrysorrhoea äussert sich in der Weise, dass die Thiere an den konvexen Seiten der Ecken und Kanten fester Körper festgehalten werden. Ich hatte die Kästen, in denen ich meine Raupen züchtete, auf der oberen Seite mit grossen viereckigen Glasplatten bedeckt. Dieselben verschlossen den Kasten nicht

dicht, so dass die Thiere herauskriechen und auf die Glasplatte gelangen konnten. Selten nun traf man Thiere frei in der Ebene der Glasplatte. Die Thiere bewegten sich am rauhen seitlichen Rande der Platte; sie krochen dann natürlich nach der Fensterseite und setzten sich an einer Ecke der Platte dicht gedrängt fest. Ich habe dieses Verhalten Monate hindurch fast Tag für Tag konstatirt. Wenn ich die Thiere auf einen würfelförmigen Kasten setzte, so setzten sie sich auch zu Hunderten an einer der oberen konvexen Ecken fest. Natürlich haben nur sehr wenige an der Ecke selbst Platz. Aber man beobachtet ganz allgemein bei diesen Thieren, dass, wenn sich erst eins oder mehrere an einer Stelle festgesetzt haben, die anderen, die dahin gerathen, an ihrer Seite leicht festgehalten werden. Ein festsitzendes Thier wirkt auf ein kriechendes ebenfalls wie eine konvexe Kante. Dagegen habe ich nie beobachten können, dass die Thiere im Inneren von würfelförmigen Kästen an den gegen sie konkaven Ecken sich ansetzen. Daraus folgt, dass die Reibung beim Hingleiten über die konvexe Ecke den Reiz ausübt, der das Thier zwingt, sich dort festzusetzen; beim Hingleiten über die konkave Ecke fehlt natürlich diese Reibung.

Durch diese drei Arten von Reizbarkeit ist die Lebensweise der Thiere wesentlich bestimmt. Man trifft sie an Obstbäumen und Sträuchern, wo sie in Gespinnsten in grösserer Zahl in einem Neste überwintern. Sobald es warm wird, verlassen die Thiere das Gespinnst. Der positive Heliotropismus und der negative Geotropismus zwingen sie, an den Sprossen bis zur Spitze aufwärts zu kriechen und die Kontaktreizbarkeit hält sie an den kleinen Knospen fest. Dass sie nicht etwa durch den Geruch oder durch einen besonderen geheimnissvollen „Instinkt“ an die Knospen geleitet werden, kann man leicht dadurch darthun, dass man die Thiere durch die einfache Lichtwirkung zwingen kann, neben dem Futter zu verhungern.

Die Thiere wandern im Reagenzglase alsbald an die Fensterseite oder nach oben; befindet sich zimmerwärts oder

tiefer im Reagenzglase ein Spross mit Knospen, so bleiben die Thiere gleichwohl da sitzen, wo das Licht oder die Gravitation sie einmal hingetrieben haben und festhalten. Sitzen sie aber am Futter, so wirkt dasselbe ebenfalls als Reizursache, die mächtiger sein kann als der Reiz, den das Licht ausübt. Es ist alsdann nicht möglich, die Thiere durch das Licht vom Futter wegzulocken.

Alle diese Arten von Reizbarkeit kann man am leichtesten darthun, wenn man Thiere hat, die eben aus dem Neste, in dem sie überwintern, ausgeschlüpft und noch nüchtern sind. Sobald die Thiere gefressen haben und der Häutung sich nähern, nimmt die Reizbarkeit ab und zur Zeit der Häutung selbst ist es fast ganz unmöglich, eine Reaktion auf Licht oder Schwerkraft an ihnen nachzuweisen. Sie sitzen dann ruhig und man findet sie alsdann auch auf einer horizontalen Platte, die Bauchseite gegen den Schwerpunkt der Erde oder den Rücken gegen das Licht richtend.

6. Die Wirkung der Wärme auf die Raupen von Porthesia chrysorrhoea.

Die Raupen von Porthesia chrysorrhoea verhalten sich gegen eine Wärmequelle umgekehrt wie gegen eine Lichtquelle: sie bewegen sich von der Wärmequelle fort. Befinden sich die Thiere in einem für Lichtstrahlen undurchgängigen Behälter und bringt man denselben in die Nähe eines geheizten Ofens, so verlassen die Thiere die dem Ofen zugekehrte Seite des Behälters. Dagegen werden die Thiere durch die Wärmestrahlen nicht wie durch die stärker brechbaren Lichtstrahlen zur Progressivbewegung in einer geradlinigen Richtung gezwungen. Die richtende Kraft der stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums ist grösser als die richtende Kraft der dunkeln Wärmestrahlen. So ist es möglich, dass dieselben Thiere, welche eine dunkle Wärmequelle fliehen, dennoch in der Richtung der Sonnenstrahlen an die Sonnenseite des Behälters gehen. — Es ist eine bekannte Thatsache, dass die

Reizbarkeit von der Temperatur der Gewebe abhängt. Ich habe auch schon erwähnt, dass in einer Temperatur von weniger als ca. 13° C. die Raupen überhaupt nicht mehr auf Licht reagirten. Allein es lässt sich auch zeigen, dass die heliotropische Reizbarkeit mit zunehmender Temperatur zunimmt.

Wenn man die Thiere bei Tage in einem Zimmer von ca. 18° hat, so wird man finden, dass in einer gewissen Entfernung vom Fenster die Thiere sich nicht mehr gegen das vom Fenster einfallende Licht einstellen. Befindet sich aber ein Ofen in der Nähe oder erhöht man die Temperatur im Behälter um einige Grad durch die schwach leuchtende Flamme eines Bunsenbrenners, so gehen die Thiere je nach dem Betrage der Temperaturerhöhung rascher an die Fensterseite. Dabei ist es gleichgültig, ob der Brenner an der Fenster- oder an der Zimmerseite des Behälters sich befindet. Stets aber kann man mit Leichtigkeit konstatiren, dass die Orientirungsbewegungen, wenn man die Temperatur erhöht, rascher ablaufen und dass die Richtung der Progressivbewegung viel genauer mit der Richtung der Lichtstrahlen zusammenfällt.

Erhöht man aber die Temperatur auf 30° und darüber, so werden die Thiere sehr unruhig. Sie heben das vordere Körperende über Gebühr hoch bei der Bewegung, wodurch die Geschwindigkeit der Progressivbewegung verringert wird. Die geeignetste Temperatur für die Demonstration der heliotropischen Orientirungsbewegungen liegt über 20° und unter 30°.

Die Versuche an Raupen von Porthesia chrysorrhoea sind typisch und ich habe dieselben in der gleichen Form an etwa 100 Species von Insekten durchgeführt. Ich habe niemals ein positiv heliotropisches Insekt gefunden, bei dem die Abhängigkeit vom Lichte anderer Art wäre als die von Chrysorrhoea. Ich habe danach den Eindruck gewonnen, dass alles thierische Protoplasma, wie wohl auch das pflanzliche heliotropisch reizbar ist und dass, wo das scheinbar nicht der Fall ist, die heliotropische Reaktion nur durch andere Ursachen vorübergehend

oder dauernd gehemmt ist. Es würde unter diesen Umständen nur wenig Sinn haben, alle Versuche, die ich angestellt habe, in dieser Schrift einzeln mitzutheilen. Das würde darauf hinauskommen, immer wieder dieselben Erscheinungen, nur jedesmal an den Namen eines anderen Insektes geknüpft, zu wiederholen. Da es nur negativ und positiv heliotropische Thiere giebt, so ist es hier von sehr untergeordnetem Interesse, von jedem einzelnen Thiere zu wissen, zu welcher der beiden Klassen es gehört. Dagegen glaube ich, dass es nöthig ist, an einzelnen Beispielen zu entwickeln, welche Bedeutung der Heliotropismus für die Lebensgestaltung der Thiere besitzt.

VI.

Ueber den positiven Heliotropismus und den Schlaf der Schmetterlinge.

Unsere Kenntnisse über das Verhalten der Schmetterlinge gegen das Licht sind wesentlich auf dem Standpunkte stehen geblieben, der in folgender Bemerkung von Réaumur zum Ausdruck gelangt: „Il est singulier que les Papillons qui fuient la lumière du jour soient précisément ceux qui se rendent dans les chambres éclairées.“

Das Paradoxe, dass Schmetterlinge, welche bei Tage sich nicht sehen lassen, Abends in die Flamme fliegen, während die Tagschmetterlinge jenen tragischen „Instinkt“ der Nachtschmetterlinge anscheinend nicht besitzen, ist bis heute nicht aufgeklärt. Es fehlt zwar nicht an Vermuthungen über diesen Gegenstand. Romanes, ein Schüler Darwins, meint, die Lampe sei den Motten ein „ungewohnter Gegenstand“ und das „Verlangen, diesen ungewohnten Gegenstand zu prüfen“, treibe die Motten in die Flamme. Wir sehen jedoch, dass die Raupen von Porthesia chrysorrhoea sowohl zur Petroleumlampe wie zur Sonne kriechen. Nach Romanes müsste diesen Thieren aber doch die Sonne „ein bekannter Gegenstand sein“. Derartige „psychologische“ Meinungen, wie die von Romanes, sind natürlich für die Analyse der Lebenserscheinungen ebenso indifferent wie die Redereien der Philosophen (z. B. Hegels) über die physikalischen

Erscheinungen. Die naturwissenschaftliche Analyse des Verhaltens der Nachtschmetterlinge gegen das Licht führt zu einer sehr einfachen Aufklärung des Paradoxons.

Versuch 1. Schmetterlinge von Sphinx Euphorbiae, Bombyx lanestris oder beliebige andere Nachtschmetterlinge werden in einem grossen Glaskasten gehalten. Der Kasten befindet sich in einem Zimmer, in welches nur Himmelslicht, aber kein künstliches Licht dringt. Sobald die Thiere bei beginnender oder weit vorgeschrittener Dämmerung zu fliegen beginnen, richten sie ihren Flug an die Fensterseite ihres Kastens; so oft man auch den Kasten umdreht, gehen die Thiere immer wieder zur Fensterseite desselben zurück. Dieser Versuch wird ergänzt durch folgende Beobachtung:

Ich liess die Puppen von Nachtschmetterlingen in einem offenen Behälter stehen. Die Schmetterlinge krochen auch meist in den Nachtstunden aus. Ich fand sie am anderen Morgen regelmässig am geschlossenen Fenster des Zimmers. Hier blieben sie den Tag über, dem Lichte völlig exponirt, sitzen. Und endlich: Brachte ich die Nacht-Schmetterlinge dazu, bei Tage zu fliegen, so nahmen sie ihren Flug zum Fenster wie jedes andere positiv heliotropische Insekt. Diese Versuche beweisen, dass die Thiere nicht nur durch die Flamme, sondern auch durch das diffuse Himmelslicht angezogen werden. Sie beweisen ferner, dass die Ansicht Réaumur's, als ob die Nachtschmetterlinge das Tageslicht fliehen, falsch ist. Die Thiere sind vielmehr positiv heliotropisch auch dem Himmelslichte gegenüber, wenn auch, wie wir gleich sehen werden, dieser positive Heliotropismus bei Tage durch eine andere Erscheinung der Reizbarkeit verdeckt wird.

Versuch 2. Ich brachte Schmetterlinge des Wolfsmilchschwärmers in ein Zimmer, das nur auf einer Seite ein Fenster hatte. An der dem Fenster gegenüberliegenden Zimmerwand befand sich eine Petroleumlampe. Sobald die Thiere (bei vorgeschrittener Dämmerung) zu schwärmen begannen, brachte ich sie in die Mitte des Zimmers, so dass sie vom Fenster wie von der Lampe gleich weit entfernt waren und liess sie frei. Die

Thiere nahmen ihren Flug zum Fenster. Brachte ich sie dagegen in unmittelbare Nähe (ca. 1 m Abstand) von der Lampe, so flogen sie in die Flamme. Ich wiederholte diesen Versuch und überzeugte mich, dass sie stets zu einer dieser beiden Lichtquellen flogen, zum Fenster oder zur Lampe; zu letzterer aber nur dann, wenn sie sich in unmittelbarer Nähe derselben befanden.

Dieser Versuch zeigt, dass nicht einmal eine Bevorzugung des künstlichen Lichtes vor dem natürlichen stattfindet, sondern dass das künstliche Licht nur dann anziehend auf die Thiere wirkt, wenn seine Intensität stärker ist als die des Himmelslichtes, was zur Nachtzeit dann der Fall ist, wenn der Abstand der Thiere von der Flamme unter eine gewisse von der Intensität der Flamme abhängige Grösse sinkt. Die heliotropische Attraktionssphäre eines elektrischen Bogenlichtes und damit die Zahl der in dasselbe gelangenden Falter ist deshalb weit grösser als die Attraktionssphäre einer Kerzenflamme.

Versuch 3. Es bleibt noch nachzuweisen, dass wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen die Bewegungen der Nachtschmetterlinge zur Lichtquelle bestimmen. Ich beobachtete Schmetterlinge von Sphinx Euphorbiae, die um 9 Uhr Abends zu schwärmen begonnen hatten.

Die Thiere befanden sich in einem grossen, 40 cm langen Kasten, dessen obere Wand von Glas war. Wie ich nun auch den Kasten drehte, die Thiere flogen stets sofort der Fensterseite des Kastens zu und drängten sich hier gegen die obere Glaswand, von wo das Licht einfiel. Als ich nun an der Fensterseite des Kastens rothes Glas auflegte, flogen die Thiere sofort zimmerwärts. Sie blieben an der vorderen gegen das Fenster gerichteten Grenze des vom rothen Glase unbedeckten Theiles des Behälters stehen und suchten hier in die Höhe zu fliegen. Als ich aber statt des rothen blaues Glas an der Fensterseite des Kastens auflegte, flogen die Thiere sofort unter das blaue an die Fensterseite des Kastens. Um 9 Uhr 15 Min. waren die Thiere wieder vollkommen ruhig und reagirten nun nicht mehr auf Licht. Sie blieben auch am nächsten Tage voll-

kommen ruhig, dem vollen Tageslichte preisgegeben, am Fenster sitzen, ohne einen Versuch zu machen, sich in dem Kasten vor dem Lichte zu verkriechen, wozu hinreichende Gelegenheit geboten war.

Die Thatsache, dass die Nachtschmetterlinge durch die stärker brechbaren Strahlen des Spektrums gerichtet werden, habe ich auch an anderen Exemplaren von Sphinx Euphorbiae wiederholt konstatirt. Es wird danach Niemand erwarten, dass nun im Lampenlichte etwa andere Strahlen als die stärker brechbaren Bewegungen auslösen. Bei Schmetterlingen von Geometra piniaria habe ich mich davon überzeugt, dass sie hinter blauem Glase von der Lampe leicht angelockt werden, hinter rothem dagegen nicht.

Die Nachtschmetterlinge scheuen also weder das Himmelslicht, noch intensives Licht, noch geben sie dem künstlichen Lichte den Vorzug vor dem Himmelslichte; der richtige Ausdruck der Thatsachen ist vielmehr der, dass die meisten Arten nur des Nachts auf Licht reagiren, alsdann aber positiv heliotropisch sich erweisen wie die Tagschmetterlinge. Bei den Schmetterlingen findet wie bei vielen Pflanzen eine periodische Schwankung der Reizbarkeit statt und diese Schwankung entspricht dem Wechsel von Tag und Nacht. Wie gewisse Blumen ihren Kelch bei Nacht, andere bei Tage öffnen, so fliegen gewisse Schmetterlinge nur bei Tage, andere nur bei Nacht. Beide Klassen von Schmetterlingen aber sind in gleicher Weise positiv heliotropisch und es hat den Anschein, als ob die Reizbarkeit der Nachtschmetterlinge gegen Licht nicht etwa geringer, sondern grösser ist als die der Tagschmetterlinge; denn die Lichtintensität, welche in der Dämmerung bei Nachtschmetterlingen noch heliotropische Erscheinungen auslöst, ist anscheinend viel geringer als die minimale Intensität, welche die Tagschmetterlinge zu Orientirungsbewegungen reizt.

Die Schlafbewegungen der Schmetterlinge sind vielleicht von noch grösserer Komplizirtheit wie die gleichen Erscheinungen bei den Pflanzen. Ein Punkt lässt sich mit Sicherheit feststellen, nämlich, dass die Periodicität der Schlafbewegungen

auch bei den Schmetterlingen in den ersten zwei bis drei Tagen sich nicht ändert, wenn man die Thiere dauernd im Dunkeln hält. Die Nachtschmetterlinge fahren unter diesen Umständen fort, zu ihrer gewohnten Zeit unruhig zu werden. Réaumur hat schon angegeben, dass auch in einer Schachtel die Nachtfalter des Abends zu fliegen beginnen. Ich habe die gleichen Erfahrungen im Dunkelzimmer gemacht. Ich muss es dagegen einstweilen noch unentschieden lassen, ob nicht diese Periodicität sich schliesslich verliert, wenn es gelingt, die Thiere noch länger im Dunkelzimmer zu erhalten. Ich habe viele Versuche an Sphinx Euphorbiae darüber angestellt, ob es möglich ist, durch plötzliche Verminderung der Lichtintensität Nachtschmetterlinge auch zur Tageszeit zum Schwärmen zu bringen. Wenn ich die Thiere vor Erschütterung bewahrte, gelang mir das in den Vormittagsstunden zwischen 6 und 12 Uhr nie. Dagegen gelang es mir wohl in den Nachmittagsstunden, lange vor Eintritt der Dämmerung. Ich will einige Erfahrungen mittheilen: Ich setzte einen Wolfsmilchschwärmer, der Abends 9 Uhr zu schwärmen begonnen hatte, den nächsten Tag früh an die Gardine des Fensters. Er blieb ruhig sitzen. Mittags um 2 Uhr 45 Min. setzte ich das Thier in den Glaskasten zurück, der in einer dunklen Ecke stand und liess nur einen kleinen Spalt frei, durch welchen Licht einfiel. Eine Stunde verging, ohne dass das Thier seinen Platz verliess. Dann ging es an die Lichtseite des Kastens, ohne zu schwärmen. Ich trug das Thier zum Fenster zurück; es blieb ruhig sitzen. Nach 20 Min. brachte ich es wieder in den dunklen Kasten. Eine halbe Stunde später, nach halb 5 Uhr, fing es endlich an, richtig zu schwärmen.

Den nächsten Tag liess ich das Thier ruhig am Fenster sitzen und nun begann es wieder wie am ersten Tage erst um 9 Uhr Abends bei vorgeschrittener Dämmerung zu schwärmen. Am nächsten Tage liess ich das Thier im dunkeln Kasten sitzen und nun wurde es schon um 3½ Uhr Nachmittags lebendig. Am folgenden Tage zog Mittags ein schweres Gewitter herauf; bei der eintretenden Verdunkelung fing der Wolfsmilchschwärmer, der bis dahin ruhig am Fenster gesessen

hatte, an zu schwärmen. Die gleichen Erfahrungen habe ich an anderen Exemplaren der gleichen Species gemacht. Daraus scheint mir hervorzugehen, dass es bei Sphinx Euphorbiae möglich ist, durch Verminderung der Lichtintensität den Zeitpunkt des Erwachens zu beeinflussen, aber nur dann, wenn dieser Zeitpunkt auch ohne den künstlichen Eingriff schon nahe bevorsteht.

Die Tagschmetterlinge sind wie die Nachtschmetterlinge positiv heliotropisch. Auffallend ist nur, dass bei gewissen Tagschmetterlingen die Lichtintensität, welche noch Orientirungs-Bewegungen auszulösen im Stande ist, sehr gross sein muss. Falter von Papilio machaon, die bei mir ausgeschlüpft waren, blieben selbst am hellen Tage am Fenster im diffusen Tageslichte ruhig sitzen und liessen sich von mir auf dem Finger herumtragen; sobald ich sie aber in die Strahlen der Sonne brachte, flogen sie auf und in der Richtung der Strahlen gegen das Fenster und zwar zuweilen so heftig, dass sie wie betäubt herunterfielen. Sie pressten im direkten Sonnenlichte ihren Körper gegen die Fensterscheiben. Im diffusen Tageslichte führten sie etwaige Orientirungs-Bewegungen gegen Licht kriechend aus, während das direkte Sonnenlicht Flugbewegungen auslöste. Meine Versuche, Papilio machaon durch das schwache Licht einer Petroleumlampe anzulocken, schlugen fehl.

Ich will hier die allgemeinen Resultate meiner Beobachtungen an Schmetterlingsraupen anschliessen. Bei den meisten Raupen, auch bei den Raupen von Sphinx Euphorbiae habe ich diese periodischen Schwankungen der heliotropischen Reizbarkeit nicht gefunden. Die von mir untersuchten Raupen reagirten zu jeder Tages- und Nachtzeit auf Licht. Aber darin stimmen die Raupen mit den Schmetterlingen überein, dass sie, soweit ich bis jetzt gefunden habe, alle ausnahmslos positiv heliotropisch sind.

Dieser positive Heliotropismus findet sich auch in höchst energischer Weise bei der Raupe des Weidenbohrers, die im Stamme der Weide lebt und dem Lichte gar nicht ausgesetzt

ist. Es liegt hier derselbe Fall vor, der auch im Pflanzenreiche vorkommt. Die Wurzeln sind heliotropisch reizbar und können doch, wie Sachs hervorhebt, unter normalen Verhältnissen aus ihrem Heliotropismus gar keinen Nutzen ziehen; derselbe „kann ihnen also gewiss nicht nach Darwin'schen Grundsätzen angezüchtet worden sein". Nach der Darwin'schen Vorstellung hätte man auch erwarten sollen, dass die Raupe des Weidenbohrers etwa negativ heliotropisch oder doch indifferent gegen Licht sei. Die Lebensweise eines Thieres ist eben die Resultante aus allen Arten von Reizbarkeit des Thieres und so kann es kommen, dass ein Thier positiv heliotropisch sein kann, auch wenn es gar keine Gelegenheit hat, davon Gebrauch zu machen. Wie die Schmetterlingsraupen verhalten sich auch die Larven vieler Blattwespen. An den Larven von Nematus ventricosus z. B. habe ich ganz die gleichen Beobachtungen angestellt wie die an Porthesia chrysorrhoea beschriebenen.

Es ist mir bisher nicht gelungen, bei einheimischen Puppen eine heliotropische Reaktion auf die Einwirkung von diffusem Tageslichte nachzuweisen. Dagegen hat Wilh. Müller[1]) solche Wirkungen bei südamerikanischen Species konstatirt. Die Puppen sind im Stande, in 3 Segmentverbindungen Bewegungen auszuführen. In den von Müller untersuchten Fällen war bei einzelnen Species lediglich eine seitliche Krümmung nach rechts oder links möglich; bei anderen handelte es sich lediglich um eine Krümmung des Körpers dorsalwärts, bei einer dritten Klasse von Puppen um eine Verbindung beider Arten von Krümmungen. Müller beobachtete nun, dass alle 3 Klassen von Bewegungen unter dem Einflusse des Lichtes erfolgen können. Bei einigen Puppen fand er, dass sie sich sowohl nach dem Lichte hinwenden, wie dass sie sich von ihm fortwenden. Ferner zeigte sich die Thatsache, dass die Thiere, wenn sie längere Zeit im Dunkeln waren, „einige Zeit brauchen, um der Wirkung des Lichtes zugänglich zu werden". Was

---

1) Müller, Südamerikanische Nymphalidenraupen. Zoologische Jahrbücher, herausgegeben von Spengel Bd. I, 1886, S. 568 u. ff.

die Auffassung der Erscheinungen betrifft, so bewegt sich Müller in rein Darwinistischen Vorstellungen, die den Gedanken, dass hier dieselben Erscheinungen vorliegen wie im Heliotropismus pflanzlicher Gebilde, auch nicht einmal streifen.

Ueber den negativen Geotropismus der Schmetterlinge.

Die Orientirungsbewegungen der Neugeborenen oder der aus dem Ei ausgeschlüpften Thiere sind meist völlig missverstanden worden, weil man sie immer als Funktion mysteriöser „Instinkte" der Thiere auffasste, während diese Orientirungsbewegungen in Wirklichkeit Reizwirkungen äusserer Kräfte sind. Dem Schmetterling, der eben der Puppenhülle entschlüpft, weist dieselbe Ursache den Weg an, welche auch dem fallenden Steine und dem Laufe der Planeten die Bahn vorschreibt, nämlich die Gravitation. Die geotropische Reizbarkeit wird zur Zeit des Ausschlüpfens besonders mächtig, das Thier ist so lange unruhig und ist gezwungen, so lange umherzulaufen, bis es an eine vertikale Wand gelangt, an der es die Längsachse seines Körpers in die Richtung der Vertikalen mit dem Kopfe nach oben stellen kann. Dort bleibt es ruhig hängen und dabei entfalten sich seine Flügel. Die lebhafte Entwickelung des negativen Geotropismus zur Zeit des Ausschlüpfens ist keine vereinzelte Erscheinung bei den Insekten. Im Sommer findet man an den Ufern der Flüsse in Unzahl die Hautskelette der Ephemeridenlarven. Sie sitzen an Grashalmen oder an steilen Uferwänden, mit der Längsachse meist in vertikaler Richtung, mit dem Kopfe nach oben. Dass hier wesentlich wie bei den Schmetterlingen die Schwerkraft und nicht bloss das Licht im Spiele ist, geht daraus hervor, dass ich die Skelette unter Brücken in derselben Orientirung gefunden habe, obwohl hier kein Licht von oben her die Thiere treffen konnte.

Die Beobachtung an den Ephemeridenlarven widerlegt auch die Annahme, als sei die Entfaltung der Flügel der „Zweck" jener Orientirung des ausgeschlüpften Schmetterlings. Denn bei den Ephemeridenlarven tritt der negative Geotropismus schon zu einer Zeit auf, in der gar keine Flügel vorhanden sind. Auch die

Schmetterlingsraupe ist schon, wenn auch nicht so ausgesprochen, wie der eben ausgeschlüpfte Schmetterling, negativ geotropisch. Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen des Schmetterlings ist der Geotropismus viel intensiver als der Heliotropismus; eine im Thierreiche sehr seltene Erscheinung. Sitzt das frisch aus der Hülle ausgeschlüpfte Thier an einer vertikalen Wand, so ändert es seine Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde nicht, wenn sich das Licht nach Richtung, Brechbarkeit oder Intensität ändert.

Wie der Heliotropismus in bestimmten Epochen besonders hervortritt, so findet das Gleiche, wie die Erfahrungen an Schmetterlingen lehren, auch bei den geotropischen Reizerscheinungen statt. Bei Amphipyra habe ich unmittelbar nach dem Ausschlüpfen des Schmetterlings energischen negativen Geotropismus konstatirt. Einige Tage später fand ich die Thiere in jeder Orientirung gegen die Vertikale. Sie zogen es zwar vor, sich an vertikalen Wänden aufzuhalten; doch krochen sie ebenso gern in horizontale Falten und Ritzen.

VII.

Ueber den positiven Heliotropismus der Blattläuse.

Wer eine Rose, die mit ungeflügelten Blattläusen besetzt ist, näher betrachtet, wird leicht bemerken, dass die überwiegende Mehrzahl der Thiere in einem bestimmten Sinne gegen die Pflanze eingestellt ist. An einem vertikalen Spross sitzen sie mit dem Kopfe nach unten und dem After nach oben; an den Blättern finden sie sich meist an der Unterseite, der Mehrzahl nach an den Hauptnerven. Auch hier ist eine gewisse Regelmässigkeit der Orientirung noch zu bemerken, insofern als die Thiere am Hauptnerven den oralen Pol gegen den Stiel, den aboralen Pol aber gegen die Spitze des Blattes richten. Es scheint also die Einstellung dieser Thiere an der Pflanze durch die Struktur der Pflanzenorgane, nicht aber unmittelbar durch äussere Kräfte bestimmt.

Es verhalten sich die Blattläuse nicht an allen Pflanzen so wie an der Rose. An einer Palme habe ich beispielsweise keine so bestimmte Orientirung der Thiere zur Pflanze gefunden, obwohl auch hier die untere Seite der Blätter bevorzugt war.

Es wäre aber doch denkbar, dass die Blattläuse durch das Licht oder die Schwerkraft gezwungen würden, gerade die untere Seite der Blätter aufzusuchen. Ich kehrte mehrere Blätter einer Cineraria, deren Rückseite mit Blattläusen über-

sät war, um, sodass die dorsale Seite nach oben und gegen das Fenster gerichtet war und fixirte die Blätter in dieser Stellung. Ich beobachtete die Thiere 2 Tage hindurch und konstatirte durch Zählungen, dass die Thiere ruhig sitzen blieben. Denselben Versuch mit demselben negativen Erfolge stellte ich an Blattläusen von Palmenblättern an[1]).

Fast negativ war der Erfolg bei meinen Versuchen, etwas näheres über die Orientirung der ungeflügelten neugeborenen Blattläuse zu erfahren, nachdem ich sie von der Pflanze entfernt und in einem Glase gesammelt hatte. Bei den älteren ungeflügelten Thieren konnte man eine Neigung, der Lichtquelle zuzuwandern, wohl bemerken. Ausserordentlich bestimmt war jedoch die Orientirung der Blattläuse gegen das Licht, sobald ihnen Flügel gewachsen waren. In diesem Zustande sind sie vielleicht die geeignetsten Thiere, um die Erscheinungen des thierischen Heliotropismus darzuthun. Es sind nicht alle Species gleich reizbar, die besten Thiere lieferten mir die Cinerarien. Ich habe aber keine Blattlausart getroffen, welche nicht ausgesprochen positiv heliotropisch gewesen wäre. Ich hielt die Pflanzen am geschlossenen Fenster, die Sonne lockte die Thiere an die Fensterscheiben, an der sie aufwärts krochen. Berührt man die Thiere leicht mit der Spitze einer Stahlfeder, so lassen sie sich 1—2 Sekunden später fallen. Hält man ein kleines Glasgefäss unter, so kann man in kurzer Zeit auf diese Weise grössere Mengen dieser Thiere unverletzt einsammeln. Ich habe gefunden, dass es besser ist, solche Thiere zu wählen, die schon von der Pflanze abgeflogen sind, als die geflügelten Insekten der Pflanze selbst zu entnehmen; an jenen Thieren verlaufen die Versuche rascher. Um die geflügelten Blattläuse in grosser Zahl zu erhalten, ist es nur nöthig, die

---

1) Raupen von Sphinx populi, die ich in grosser Zahl züchtete, fand ich auch meist an der dorsalen Blattseite. Auch hier scheinen Strukturverhältnisse der Blätter und nicht Licht und Schwerkraft bestimmend zu sein für die Orientirung, da dieselbe auch in dunkeln Kästen und bei jeder beliebigen Einstellung der Blätter gegen den Schwerpunkt der Erde zu konstatiren war.

Pflanze, wenn zahlreiche ungeflügelte Blattläuse vorhanden sind, allmählich austrocknen zu lassen. Die Flügel sprossen alsdann sehr rasch.

Hat man eine grössere Zahl von geflügelten Blattläusen in einem Reagenzglase, so kann man an denselben alle Versuche, die wir an Porthesia chrysorrhoea kennen gelernt haben, mit genau dem gleichen Erfolge anstellen.

Es handelt sich beim Heliotropismus der Blattläuse wie beim Heliotropismus der Raupen darum, dass hauptsächlich die stärker brechbaren Strahlen die Thiere zwingen, sich in der Richtung der Strahlen zur Lichtquelle hin zu bewegen. Legt man das Reagenzglas mit den Thieren auf eine horizontale Tischplatte, so wandern die Thiere stets der Lichtquelle zu, gleichviel ob Lampenlicht, Himmelslicht oder direktes Sonnenlicht auf die Thiere einwirkt. Nur werden die Orientirungsbewegungen um so schneller ausgeführt, je grösser die Lichtintensität ist. Wie die Raupen von Porthesia, so sind auch die Blattläuse gezwungen, bei gleichbleibender Lichtintensität dauernd an der der Lichtquelle zugewendeten Seite des Glases sitzen zu bleiben.

Fällt schräg durch das Fenster direktes Sonnenlicht ein und legt man das Glas so, dass die eine Hälfte desselben im direkten Sonnenlichte, die andere im diffusen Tageslichte liegt, dass aber die letztere Hälfte der Ebene des Fensters näher ist, so gehen die Thiere wie die Raupen an die der Ebene des Fensters nähere Seite des Glases; sie verlassen das direkte Sonnenlicht und begeben sich ins diffuse Tageslicht, um der Richtung der Strahlen so viel als möglich zu folgen. Selbstverständlich ändert sich nichts, wenn man das Himmelslicht, das auf die Thiere wirken soll, vorher durch dunkelblaues Glas gehen lässt. Die Thiere werden unter allen Umständen an die Fensterseite des Reagenzglases getrieben, ob man nun das Reagenzglas ganz unter das blaue Glas legt oder nur zum Theil und ob man im letzteren Falle an der Fensterseite oder an der Zimmerseite das blaue Glas auflegt. Die schwächer

brechbaren Strahlen, welche durch dunkelrothes Glas gehen, sind nur von minimaler Wirksamkeit. Die Folge ist, dass, wenn man das Reagenzglas ganz mit rothem Glase bedeckt, die Thiere, wenn sie nicht sehr reizbar sind, sich im ganzen Behälter vertheilen wie im Dunkeln, oder dass sie, wenn sie reizbarer sind, sich nach längerer Zeit an der Fensterseite des Glases sammeln. Aber auch dann verhalten sie sich nicht ganz wie unter blauem Glase. Während sie sich unter letzterem ganz an der Fensterseite auf einer kleinen Oberfläche dicht zusammendrängen, occupiren sie unter rothem Glase einen viel grösseren Raum. Bedeckt man aber nur einen Theil des Reagenzglases mit rothem Glase, so sammeln sich die Thiere, da die schwächer brechbaren Strahlen nur minimal wirksam sind, an der Fensterseite des unbedeckten Theiles des Reagenzglases. Legte ich ein Reagenzglas, in welchem heliotropisch sehr reizbare Blattläuse sassen, mit der Längsachse senkrecht zur Ebene des Fensters auf eine horizontale Tischplatte und deckte ich an der Fensterseite des Reagenzglases ein hellrothes Gehäuse auf, so gingen die Thiere im Behälter an die Grenze des unbedeckten und des vom rothen Glase bedeckten Theiles, wenn vom Fenster her diffuses Tageslicht einfiel. Die von den Zimmerwänden reflektirten, stärker brechbaren Strahlen waren wirksamer als die durch das hellrothe Glas hindurch gegangenen Strahlen des Himmelslichtes und dieser Umstand hinderte die Thiere, unter das rothe Glas zu gehen. Benutzte ich dagegen direktes Sonnenlicht, so gingen die Thiere unter das rothe Glas an die Fensterseite ihres Behälters und blieben dort unter dem rothen Glase sitzen. Wenn die Thiere an der Zimmerseite des Behälters sassen, der auf einer horizontalen Tischplatte lag und mit der Längsachse senkrecht gegen die Ebene des Fensters gerichtet war und wenn ich dann an der Zimmerseite des Behälters einen für Lichtstrahlen undurchgängigen Körper auflegte, den übrigen Theil des Behälters an der Fensterseite aber mit dunkelrothem Glase bedeckte, so gingen die Thiere unter das rothe Glas und sammelten sich hier allmählich an der

Fensterseite. Legte ich dagegen den undurchsichtigen Körper an der Fensterseite, das rothe Glas an der Zimmerseite auf, und sassen die Thiere zu Anfang des Versuches unter dem undurchsichtigen Körper, so gingen sie nicht unter das rothe Glas. Die von den Zimmerwänden her reflektirten Strahlen hatten, wenn sie das rothe Glas passirt hatten, keine richtende Kraft mehr. Die Versuche waren im diffusen Tageslichte an einem trüben Tage angestellt. An hellen Tagen jedoch gingen die Thiere auch nach der Zimmerseite unter das rothe Glas.

Es wirken also die durch rothes Glas gehenden Strahlen in gleichem Sinne, nur schwächer als die durch blaues Glas gehenden Strahlen.

Ich habe schon erwähnt, dass die Tagschmetterlinge (P. Machaon), sobald sie von direktem Sonnenlichte getroffen werden, anfangen zu fliegen; während sie im diffusen Tageslichte ihre Orientirungsbewegungen meist gehend ausführten. Denselben Unterschied der Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Intensität kann man leicht bei geflügelten Blattläusen konstatiren. In diffusem Tageslichte von geringer Intensität bewegen sie sich laufend vorwärts; bringt man sie in die Sonne, so f l i e g e n sie.

Um ein Maass für den Unterschied der Wirksamkeit verschieden intensiver und verschieden brechbarer Strahlen zu gewinnen, bestimmte ich die Zeit, in welcher die in einem Reagenzglase befindlichen Thiere unter dem Einflusse des Lichtes von der Zimmerseite des Glases nach der Fensterseite wandernd eine am Glase eingeritzte Linie passirten. Es handelte sich um geflügelte Blattläuse, die ich von einem Zwetschenbaume entnommen hatte und welche träge waren. Im Allgemeinen laufen die heliotropischen Bewegungen bei Blattläusen viel rascher ab als in dem zu schildernden Versuche. Der Versuch wurde am 8. VIII. 88 im diffusen Tageslichte angestellt. Zu Beginn des Versuches sassen alle Thiere an der Zimmerseite.

Es passirten die Marke:

in	der	1.	Minute	11 Thiere
„	„	2.	„	17 „

in	der	3.	Minute	19	Thiere
„	„	4.	„	21	„
„	„	5.	„	10	„
„	„	6.	„	12	„
„	„	7.	„	13	„

Nur 3 Thiere hatten die Linie noch nicht passirt. Einige Minuten später, um 9 Uhr 20 Minuten, als die Sonne durch einen weissen Wolkenschleier fiel, stellte ich an denselben Thieren einen Versuch in direktem Sonnenlichte an. Die Thiere sassen wieder anfangs an der Zimmerseite.

Es passirten jetzt die Marken:

in	der	1.	Minute	31	Thiere
„	„	2.	„	36	„
„	„	3.	„	23	„

Eine halbe Minute später hatten auch die 16 letzten Thiere die Orientirungsbewegungen gegen das Licht ausgeführt. Die Geschwindigkeit der Bewegung war also im direkten Sonnenlichte doppelt so gross wie im gewöhnlichen Tageslichte. Die Versuche wurden wiederholt und ergaben ungefähr dieselben Zahlen. Ich brachte dann die Thiere um 10 Uhr 17 Minuten unter ein dunkelblaues Glas. Es dauerte nunmehr im diffusen Tageslichte 10 Minuten, bis die Thiere orientirt waren, also etwas länger als im gemischten Lichte.

Ich legte um 10 Uhr 29 Minuten rothes Glas auf und brachte die Thiere, da ich wusste, dass die Orientirung unter rothem Glase in diffusem Tageslichte so sehr träge verläuft, gleich in direktes Sonnenlicht. Nach 17 Minuten erst war die Mehrzahl der Thiere nach der Fensterseite gegangen. Im diffusen Tageslichte trat unter rothem Glase erst im Laufe einer Stunde die Orientirung, unter blauem in einem neuen Versuche in 12 Minuten ein.

Einen periodischen Wechsel der Reizbarkeit wie bei Schmetterlingen habe ich bei den Blattläusen nicht beobachtet; wohl aber eine Abnahme der heliotropischen Reizbarkeit, eine Art Starrezustand, wenn sich die Thiere einige Zeit ruhig im Dunkeln befunden hatten.

Wenn das Reagenzglas ruhig liegen blieb, so blieben auch die Blattläuse dauernd an der Fensterseite desselben sitzen. Drehte ich nun bei Tage das Reagenzglas mit aller Vorsicht und sehr langsam um 180°, so gingen die Thiere, auch wenn sie stundenlang ruhig gesessen hatten, sofort wieder an die Fensterseite des Glases. Liess ich aber die Thiere ruhig im Dunkeln sitzen und legte ich nach einigen Stunden bei Lampenlicht das Glas vorsichtig um, so blieben die Thiere ruhig sitzen, wo sie auch den Tag über gesessen hatten. Sie schienen eingeschlafen. Aber wenn ich das Glas tüchtig schüttelte, so dass die Thiere in Bewegung geriethen, orientirten sie sich fortan sehr prompt gegen das Licht der Lampe, so oft ich das Glas auch umkehrte.

Wie bei den Raupen des Goldafters, so fand ich auch bei den geflügelten Blattläusen neben dem positiven Heliotropismus einen negativen Geotropismus. Hatte ich in einem Glase lebenskräftige Thiere, so bewirkte eine Aenderung in der Einstellung des Glases gegen die Vertikale auch eine Aenderung in der Orientirung der Thiere gegen den Schwerpunkt der Erde; sie wanderten unter möglichst kleinem Winkel mit der Vertikalen nach oben und sammelten sich an der höchsten Stelle des Glases. Ich musste diese Versuche natürlich in einem dunkeln Raume anstellen. Anfangs, sobald die Thiere ins Dunkle gekommen waren, konnte ich die Versuche mit dem gleichen Erfolge noch wiederholen, jede Aenderung der Stellung des Glases gegen die Vertikale zwang die Thiere, nach oben zu kriechen und sich an der höchsten Stelle des Glases zu sammeln. Blieben die Thiere aber anhaltend im Dunkeln, so hörte die Reaktion alsbald auf und die Thiere blieben sitzen, so oft ich auch das Glas umkehrte. Die Thiere befanden sich in einer Art Dunkelstarre. Brachte ich die Thiere auf eine ebene, gegen den Horizont geneigte oder völlig vertikale Tafel, so gingen die Thiere aufwärts. Wenn die Ebene eine Neigung von 30° gegen den Horizont hatte, trat die Orientirung gegen die Schwerkraft schon ein; die Orientirungsbewegungen wurden um so sicherer und präciser, je mehr die Ebene der Richtung der Vertikalen

sich näherte. Fiel gleichzeitig Licht auf die Thiere, so war die Orientirung der Thiere bestimmt durch die Resultirende aus der Richtung der Lichtstrahlen und der Schwerkraft, wobei aber das Licht auch in grosser Entfernung vom Fenster die stärkere Kraft war.

Das Verhalten der geflügelten Thiere gegen eine Wärmequelle ist ähnlich wie das bei den Raupen von Porthesia chrysorrhoea. Da die Thiere aus dem diffusen Tageslichte in das direkte Sonnenlicht gingen und dort sitzen blieben, wenn die Richtung der Strahlen sie dazu zwang, so hatte ich erwartet, dass für die Orientirung der Thiere eine Zunahme der Zimmertemperatur mindestens angenehm sei. Das ist nicht der Fall. Hatte ich die Thiere in einem für Licht undurchgängigen Behälter und brachte ich denselben bei einer Zimmertemperatur von etwa 18^0 in die Nähe eines Ofens, so verliessen die Thiere die dem Ofen zugekehrte Wand des Behälters, sobald die Temperatur dieser Seite um wenige Grade zunahm. Bei einer Temperatur von 9^0 waren die Thiere schon so träge, dass eine deutliche Reaktion auf Licht und Schwerkraft kaum mehr erfolgte. Bei einer Temperatur von etwa 20—24^0 verliefen die Versuche am schnellsten und gleichmässigsten. Als ich aber die eine Hälfte des Behälters mit einer Wasserhülle von 20^0, die andere mit einer solchen von 10,5^0 umgab, gingen die Thiere, wenn die Richtung der Lichtstrahlen sie dazu zwang, aus dem wärmeren in den kühleren Raum. Nur kamen sie in dem letzteren nicht weit, da ihre Bewegung bald aufhörte. Ebenso gingen die Thiere unter dem Einflusse des Lichtes aus einem Raume von 12^0 in einen Raum von 24^0.

VIII.

Ueber den Zusammenhang zwischen Heliotropismus und Sexualität bei Ameisen.

Zur Zeit der Geschlechtsreife fliegen die männlichen und weiblichen Ameisen an warmen Tagen aus dem Neste, um sich im Fluge zu begatten. Dieser Flug, der „Hochzeitsflug", ist nun, wie aus den folgenden Beobachtungen hervorgeht, bedingt durch einen sehr ausgesprochenen positiven Heliotropismus, der zur Zeit der Geschlechtsreife besonders hervortritt.

Ein Nest der braunen Garten-Ameise befand sich in der Mauer eines Hauses, welche am späten Nachmittage von direktem Sonnenlichte getroffen wurde. Im August 1888 beobachtete ich, dass an warmen Tagen Nachmittags um 5 Uhr etwa, so bald die Sonne auf die Mauer fiel, die geflügelten Ameisen in dichten Schaaren hervorbrachen und alsbald genau in der Richtung der Strahlen davon flogen. Ich verschaffte mir eine grössere Zahl geflügelter Ameisen aus einem Schwarme, der sich in die Lüfte erhob und untersuchte ihr Verhalten gegen Licht. Die Thiere waren energisch positiv heliotropisch und verhielten sich in allen Stücken wie die Raupen von Porthesia chrysorrhoea.

Brachte ich die geflügelten Ameisen in ein Reagenzglas und legte ich dasselbe mit der Längsachse senkrecht gegen die Ebene des Fensters, so liefen die Thiere stets an die Fensterseite, so oft man das Glas auch umdrehte. Die Geschwindigkeit der Orientirungsbewegungen war bei diesen Thieren grösser, als die von mir bei irgend einem anderen Thiere beobachtete Geschwindigkeit der Orientirungsbewegungen. Blieb das Glas liegen, so blieben auch die Thiere dauernd an der Fensterseite sitzen. Lag das Reagenzglas mit der Längsachse der Ebene des Fensters parallel, so zerstreuten sich die Thiere über das Reagenzglas der ganzen Länge nach. Befand sich die eine Hälfte des Glases im direkten Sonnenlichte, die andere dem Fenster nähere Hälfte im diffusen Tageslichte, so gingen die Thiere an die Fensterseite des Glases, sie gingen aus dem direkten Sonnenlichte in diffuses Tageslicht; die Richtung der Strahlen und nicht die Stellen stärkster Intensität des Lichtes waren für die Richtung der Progressivbewegung bestimmend.

Die blauen Strahlen waren vorwiegend wirksam. Ob man das Reagenzglas ganz oder zum Theil mit blauem Glase bedeckte, änderte an der Orientirung gar nichts. Bedeckte man das ganze Reagenzglas mit rothem Glase, so wurden die Bewegungen langsamer ausgeführt. Schliesslich, aber nach längerer Zeit, sammelten sich die Thiere an der Fensterseite. Lag das Reagenzglas mit der Längsachse senkrecht gegen das Fenster und war dasselbe an der Fensterseite mit rothem Glase bedeckt, so sammelten sich die Thiere an der Grenze des unbedeckten und des von rothem Glase bedeckten Theiles. Diffuses Tageslicht, wie Sonnenlicht war auf die Thiere von Einfluss. Das Angeführte dürfte genügen, um darzuthun, dass die geflügelten Ameisen zur Zeit des Hochzeitsfluges energisch positiv heliotropisch sind.

Dagegen fand ich, dass die geflügelten Ameisen desselben Nestes bis zur Zeit vor dem Hochzeitsfluge auf Licht so gut wie gar nicht reagirten.

Thiere, welche ich nach dem Hochzeitsfluge sammelte, reagirten ebenfalls nicht mehr sehr deutlich auf Licht. Wenn Heliotropismus bei ihnen überhaupt noch bestand, so war er wenigstens durch andere Formen der Reizbarkeit, namentlich durch den Stereotropismus verdeckt.

Der Hochzeitsflug der Ameisen dieses Nestes fand immer Nachmittags etwa gegen 5 Uhr statt, wenn das Nest von den Sonnenstrahlen getroffen wurde. Dass der letztere Umstand und nicht die Tagesstunde bestimmend war für den Termin des Fluges geht daraus hervor, dass in anderen Nestern, die zu einer früheren Tagesstunde vom Sonnenlichte getroffen wurden, der Ausflug früher stattfand. Im Allgemeinen erfolgt der Flug um Mittag, wenn die Sonnenstrahlen senkrecht auf den Erdboden fallen und die Temperatur schon eine relativ hohe ist. Die von mir eingesammelten männlichen wie weiblichen Thiere aus dem Schwarme, der am späten Nachmittage ausgeflogen war, flogen am nächsten Tage einzeln zu jeder Tageszeit, wenn ich sie frei liess, durch's Fenster in's Freie. Für den Hochzeitsflug der Männchen ist also die Witterung der Weibchen nicht bestimmend und umgekehrt; nach Sonnenuntergang flogen sie aber nicht mehr fort.

Dass direktes Sonnenlicht oder intensives Himmelslicht Flugbewegungen auslöst, habe ich schon bei Blattläusen und Tagschmetterlingen konstatirt. Das Gleiche findet aber auch bei den geflügelten Ameisen statt. Im diffusen Tageslichte führten die Männchen und Weibchen der Ameisen ihre Orientirungsbewegungen gegen die Lichtquelle laufend aus, im direkten Sonnenlichte dagegen im Fluge.

Das Sonnenlicht löst also zur Zeit der Geschlechtsreife Flugbewegungen bei den Ameisen aus und dieser Umstand bestimmt den Hochzeitsflug. Gleich nach der Begattung tritt eine andere Form der Reizbarkeit mehr hervor, welche die Ameisen zwingt, sich zwischen Ritzen einzudrängen (ein „neues Nest zu gründen").

Der Zusammenhang zwischen Sexualität und Heliotropismus bei den Ameisen geht nun ferner daraus hervor, dass zur

Zeit des Hochzeitsfluges bei den Arbeiterinnen kein Heliotropismus nachweisbar war. Arbeiterinnen desselben Nestes, die ich in ein Reagenzglas gesetzt hatte, liefen in demselben hin und her und blieben endlich am Stöpsel des Reagenzglases sitzen, gleichviel, wie ich das Glas gegen das Fenster einstellte. Ich setzte dann zu diesen Thieren einige geflügelte Ameisen, welche energisch auf Licht reagirten. Nun erwiesen sich auch die Arbeitsameisen scheinbar als positiv heliotropisch, d. h. sie wanderten mit den geflügelten Thieren bei jeder Umkehr des Glases stets wieder an die Fensterseite desselben. Das dauerte aber nur etwa 10 Minuten, dann setzten sich die Arbeiterinnen wieder dauernd am Stöpsel fest und kümmerten sich nicht weiter um das Licht, während die geflügelten nach wie vor auf Licht reagirten.

Dass auch bei den Arbeiterinnen zu bestimmten Epochen Heliotropismus auftreten kann, scheint mir aus den Beobachtungen von Lubbock hervorzugehen. Arbeiterinnen, welche sich im Neste befanden, gingen in den Versuchen Lubbock's unter das rothe Glas und dorthin transportirten sie auch die Larven. Die Thiere waren also in dem Falle negativ heliotropisch.

Damit ist aber der Zusammenhang der Sexualität mit der heliotropischen Reizbarkeit noch keineswegs erschöpft. Auch der Heliotropismus der männlichen und weiblichen Ameisen ist verschieden und zwar insofern, als die zur Auslösung von Orientirungsbewegungen nöthige Lichtintensität grösser sein muss bei den Weibchen, als bei den Männchen der Ameisen. Wenn ich aus demselben Schwarme Männchen und Weibchen isolirte, so fiel es auf, dass die Weibchen bereits aufhörten, Orientirungsbewegungen gegen Licht auszuführen, bevor für unsere Empfindung die eigentliche Dämmerung begonnen hatte. Die Männchen dagegen sammelten sich längst nach Sonnenuntergang noch an der Fensterseite des Reagenzglases. Die Versuche mit den farbigen Gläsern gelangen bei Männchen noch bei einer so geringen Intensität des Lichtes, dass ich Mühe hatte, die Farbe der Gläser zu unterscheiden. Auch an

trüben Tagen bei umwölktem Himmel reagirten die Weibchen nicht auf Licht, wohl aber die Männchen. Dem entspricht auch die Thatsache, dass ich gelegentlich Nachmittags bei bewölktem Himmel geflügelte Männchen, aber keine Weibchen aus dem Neste herauskriechen sah.

Sobald die Lichtintensität so weit gesunken war, dass keine heliotropischen Erscheinungen mehr ausgelöst wurden, trat eine andere Art von Reizbarkeit bei den geflügelten Ameisen, insbesondere bei den Weibchen auf, nämlich der Stereotropismus. Die Thiere drängten sich alsdann in alle Ritzen ein. Ich brachte die Thiere in einen dunklen Kasten und legte ein zusammengefaltetes Läppchen von Sammet in eine Ecke. Nach wenigen Augenblicken waren sie in die Falte hineingekrochen. Bei den männlichen dauerte es viel länger, bis dieser Effekt zu Stande kam. Diese Reizbarkeit trat aber nicht ein, so lange das Licht genügend intensiv war, um heliotropische Reaktionen auszulösen. Die Thiere verkrochen sich im Lichte weder unter das Sammetläppchen, noch in Ritzen. — Es ist sehr wahrscheinlich, dass eine ganz ähnliche Verschiedenheit der heliotropischen Reizbarkeit beider Geschlechter auch bei den Schmetterlingen besteht. Réaumur giebt an, dass wesentlich nur männliche Thiere in die Kerzenflamme fliegen. Aus dieser Angabe, welche richtig ist, folgt, dass eine Lichtquelle geringere Intensität haben kann, um bei den Männchen heliotropische Bewegungen herbeizuführen, als bei Weibchen. Denn durch Lichtquellen, welche stärker sind als Kerzenflammen, z. B. durch elektrisches Bogenlicht, werden auch die Weibchen der Nachtschmetterlinge angelockt. Es ist aber allgemein bekannt, dass die Weibchen weniger fliegen als die Männchen. Es wäre wohl denkbar, dass dieser Umstand von der geringeren Reizbarkeit der Weibchen gegen Licht herrühren kann.

Der Unterschied in der Reizbarkeit der Ameisenmännchen und Weibchen gegen Licht zwingt, die Frage aufzuwerfen, ob nicht die Verschiedenheiten in der Entwickelung der Sinneswerkzeuge, namentlich der Augen, die bei Männchen und Weibchen derselben Species oft beobachtet wird, mit diesen

Unterschieden zusammenhängt. Dass die Ameisenmännchen grössere Augen haben als die Weibchen, würde dabei weniger in Betracht kommen, wie beispielsweise eine Erfahrung, welche Semper erwähnt[1]):

„Bei sämmtlichen Arten des Höhlenkäfers Machaerites sind nur die Weibchen blind, während die Männchen wohl entwickelte Augen haben; trotzdem leben immer beide zusammen." Es entwickeln sich also auch im „Dunkeln" bei männlichen Thieren leichter Augen als bei Weibchen. Es verdiente näher untersucht zu werden, ob auch bei diesen Höhlenthieren die Männchen heliotropisch reizbarer sind als die Weibchen[2]).

---

1) Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Bd. I, S. 101.

2) Im Nouveau dictionnaire d'histoire natur. Paris 1817, Bd. XII, S. 61 finde ich eine Angabe über die Orientirung der Nester einer in den Alpen hausenden Ameisen-Species. Die Nester sollen alle in der Richtung von Osten nach Westen verlaufen. Wenn die Angabe richtig ist, so hätten wir es hier wohl mit einer heliotropischen Erscheinung zu thun, und man könnte diese Ameisen als Kompass-Thiere den sogenannten Kompass-Pflanzen zur Seite stellen. Die betreffende Angabe lautet: „Elle sert de boussole aux habitants des Alpes, lorsqu'ils se sont égarés perdant la nuit, ou que d'épais brouillards les environnent. Les fourmilières de cette espèce, beaucoup plus multipliées et bien plus élevées dans les montagnes que partout ailleurs, ont une forme allongée, régulière et se dirigent constamment de l'est à l'ouest. M. Huber a vérifié sur des Milliers de ces fourmilières, ces faits qui lui avaient été communiqués par des montagnards. Il n'a trouvé d'exceptions, que dans les cas où ces monticules avaient subi quelque altération de la part des hommes ou des animaux. Ces nids ne conservent point cette forme dans les plaines, où ils sont plus exposés à de tels accidents."

IX.

Der negative Heliotropismus und die übrigen Formen der Reizbarkeit der Muscidenlarven.

Bei den negativ heliotropischen Thieren verlaufen die Erscheinungen nach denselben Gesetzen, nur mit dem Unterschied, dass die Thiere nicht den oralen, sondern den aboralen Pol der Lichtquelle zukehren, und dass in Folge dessen die Richtung ihrer Progressivbewegung unter dem Einflusse der Lichtstrahlen von der Lichtquelle fort erfolgt. Ich kann mich deshalb bei der Schilderung des negativen Heliotropismus kürzer fassen. Als Beispiel wähle ich das Verhalten der Larven von Musca vomitoria, welche noch die Eigenthümlichkeit bieten, dass sie vollkommen augenlos sind. Es ist also auch bei Thieren die heliotropische Reaktion Eigenthümlichkeit des Protoplasmas und nicht specifische Eigenthümlichkeit der Augen; wie bei den Pflanzen die ja doch ebenfalls keine Augen besitzen.

Um den negativen Heliotropismus der Muscidenlarven zu beobachten, empfiehlt es sich, nahezu ausgewachsene Larven frisch vom Kadaver, an dem man sie züchtet, zu nehmen. Hat man die passende Lichtstärke erreicht, was je nach der Reizbarkeit der Thiere im diffusen Tageslichte oder im direkten

Sonnenlichte der Fall ist, so lässt sich an den Muscidenlarven schöner als an irgend einem anderen Thiere der richtende Einfluss der Lichtstrahlen zeigen. Ich setzte eine Partie von Thieren auf ein horizontales Brett, das ich in die Sonne stellte. Es war Nachmittags 4 Uhr, die Strahlen fielen schräg ein und ich blendete die von oben her durch das Fenster des Dunkelzimmers einfallenden Strahlen ab, indem ich den dicht schliessenden Laden so weit als thunlich herunterliess. Die Thiere wurden sofort, als sie in die Sonne kamen, gerichtet, mit dem oralen Pol gegen die Zimmerseite, mit dem aboralen Pol gegen das Fenster. Mit mathematischer Genauigkeit krochen die Thiere in der Richtung der Strahlen. Wenn man durch einen Federhalter einen Schatten werfen liess, so konnte man bemerken, dass die Thiere genau parallel mit dem Rande des Schattens sich gegen die Zimmerseite bewegten. Die richtende Kraft der Strahlen war so intensiv, dass die Thiere dicht am Rande des Schattens hinkrochen, ohne dass sie hineingelangten. Es war, als seien sie an dem Lichtstrahl, der ihre Medianebene durchsetzte, aufgespiesst. Drehte ich das Brett ein wenig, so stellten die Thiere ihre Medianebene immer sofort wieder in die Richtung der Strahlen. (Hierbei handelte es sich nur um Lichtwirkung, aber nicht etwa um kompensatorische Bewegungen, welche durch die Winkelbeschleunigung bei der Drehung des Brettes veranlasst sein könnten, denn diese kompensatorischen Bewegungen fehlen den Muscidenlarven vollständig.)

Wie ich bei positiv heliotropischen Thieren nachweisen konnte, dass sie nicht etwa aus dem „Dunkeln“ in's „Helle“ gehen, sondern dass sie der Richtung der Strahlen folgen müssen, selbst dann, wenn sie dabei von Stellen stärkerer Intensität zu Stellen geringerer Intensität gelangen, so konnte ich auch für die Muscidenlarven nachweisen, dass sie unter dem Einflusse der Richtung der Strahlen gezwungen waren, auch von Stellen geringer Lichtintensität in solche von hoher Lichtintensität zu gehen. Ich brachte die nahezu ausgewachsenen Thiere in ein Reagenzglas und legte dasselbe horizontal, mit

der Längsachse senkrecht gegen die Ebene des Fensters. Die Sonnenstrahlen bildeten mit der Ebene des Fensters einen kleinen Winkel. Ich richtete es mit Hilfe eines Schirmes so ein, dass die dem Fenster zugekehrte Hälfte des Reagenzglases nur von diffusem Tageslichte, die dem Zimmer zugekehrte Hälfte dagegen von direktem Sonnenlichte getroffen wurde. Zu Anfang des Versuches sassen die Thiere alle an der Fensterseite des Glases. Sofort wanderten sie aus dem beschatteten Theile an die Zimmerseite in das direkte Sonnenlicht und blieben hier.

Dabei konnte ich eine Beobachtung machen, die zeigte, dass diejenigen Lichtreize, welche den oralen Pol dieser vollkommen augenlosen Thiere treffen, von wesentlicher Bedeutung für die Orientirung der Thiere gegen das Licht sind. Wenn die Thiere nämlich die Grenze des Tageslichtes überschritten und aus dem Schatten in's direkte Sonnenlicht gelangten, so trat die Reaktion auf die Zunahme der Lichtintensität erst dann ein, wenn das Thier bis zur Hälfte oder zu einem Drittel seiner Körperlänge sich schon im Sonnenlichte befand (weil bei allen Reizerscheinungen vom Augenblicke des Angriffes der Reizursache bis zum Augenblicke der Reizwirkung eine mehr oder weniger grosse Zeit vergeht). Das Thier hemmte seine Bewegung und bog den Kopf um, ca. $90-130^0$ nach rechts und links. Kam dabei die Spitze des Kopfes wieder in den Schatten, so kehrte das Thier in den Schatten zurück. Geschah das aber, wie es meist der Fall war, nicht, so setzte das Thier seine Bewegung in das Sonnenlicht fort. Die Hemmung der Bewegung aber beim Uebergang aus dem Schatten in die Sonne war keine allgemeine Erscheinung. Meist gingen die Thiere ohne Verzögerung aus dem Schatten in die Sonne. Dass die Lichtstrahlen, welche den Kopf treffen, wesentlich massgebend für die Orientirung sind, geht auch aus folgender Beobachtung hervor: Hatte ich ein ausgewachsenes Thier auf einem Brett und schob ich das letztere so aus dem Schatten in die Sonne, dass nur der Kopf des Thieres vom Sonnenlichte getroffen wurde, so stellte das Thier sofort seine Medianebene

in die Richtung der Sonnenstrahlen. Brachte ich aber den aboralen Pol allein in's Sonnenlicht, so trat diese Orientirung nicht ein. Thiere, denen ich die vordersten Segmente am oralen Pol abgeschnitten hatte, führten auch keine Orientirungsbewegungen mehr gegen Licht aus. Auf solche vivisektorische Versuche indessen, die die Hemmung einer Reizwirkung zur Folge haben, ist wenig Gewicht zu legen.

Wenn ich die Strahlen der Sonne senkrecht auf die Ebene des Brettes fallen liess, so gingen die Thiere nach allen Richtungen des Brettes. Das Licht hatte in dem Falle, da die Thiere der Richtung der Strahlen nicht folgen konnten, keinen anderen Einfluss, als dass die Unruhe der Thiere vermehrt wurde; zu einer einheitlichen Orientirung konnte es dabei natürlich nicht kommen.

Sehr schön war bei diesen ausgewachsenen Larven nachzuweisen, dass wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen im Stande sind, einen richtenden Einfluss auf diese Thiere auszuüben. Ich setzte im Halbdunkel eine grössere Zahl ausgewachsener Larven auf die Mitte eines horizontalen Brettes und exponirte sie dann den unter kleinem Winkel mit dem Horizonte einfallenden Sonnenstrahlen. In ca. 10—20 Sek. waren alle Thiere scharf mit ihrer Medianebene in die Richtung der Strahlen gedreht und bewegten sich genau parallel einem zum Vergleich auf das Brett entworfenen Schatten eines vertikalen Stabes. Ich nahm neue Thiere, verfuhr ebenso mit ihnen, deckte aber, bevor ich sie in die Sonne brachte, ein Gehäuse aus dunkelblauem Glase über sie. In ebenfalls 10—20 Sek. waren die Thiere wieder scharf und präcis mit der Medianebene in die Richtung der Strahlen gestellt und bewegten sich in dieser Richtung an die Zimmerseite. Als ich dann wieder eine Partie frischer Thiere auf das Brett und dieses unter rothes Glas setzte, blieb die Einstellung der Thiere in die Richtung der Strahlen vollkommen aus. Sie krochen nach links, wie nach rechts, gelegentlich auch eine kurze Strecke weit gegen die Lichtquelle hin; aber eine präcise Richtung der Thiere, die unter blauem

Glase in wenigen Sekunden erfolgte, trat unter rothem Glase auch nach Minuten nicht ein. Die Thiere verhielten sich unter dem rothen Glase gegen das Sonnenlicht, wie unter blauem Glase gegen sehr schwaches Tageslicht. Dass die durch das rothe Glas gegangenen Strahlen nicht absolut wirkungslos waren, scheint daraus hervorzugehen, dass die Thiere es vermieden, an die Fensterseite zu wandern und dass sie sich schliesslich nach langer Zeit doch an der Zimmerseite des Brettes sammelten. Die richtende Kraft der rothen Strahlen scheint sich also darauf zu beschränken, dass die Thiere nicht im Stande sind, längere Strecken der Lichtquelle zuzuwandern. Auf diese Weise muss schliesslich eine Ansammlung an der Zimmerseite des Behälters zu Stande kommen. Bei diesen Versuchen befanden sich die Thiere frei in der Ebene.

Hatte man die Thiere in einem Reagenzglase, das horizontal und senkrecht gegen das Fenster lag und waren die Thiere bei Beginn des Versuches an der Fensterseite gesammelt, so waren die unter blauem Glase im direkten Sonnenlichte befindlichen in 10 Sekunden alle mit dem oralen Pol gegen die Zimmerseite gerichtet und waren nach weiteren 20 Sekunden an der Zimmerseite des Behälters angelangt. Exponirte man aber dieselben Thiere unter rothem Glase in derselben Weise dem direkten Sonnenlichte, so erfolgte im Laufe der nächsten 4 Minuten weder eine Richtung der Thiere, noch eine Bewegung nach der Zimmerseite, obwohl die Thiere sehr unruhig waren.

Es sind also hier wie bei den positiv heliotropischen Thieren wesentlich die stärker brechbaren Strahlen, welche die Orientirung der Thiere bewirken. Nur ist die heliotropische Wirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen bei den augenlosen Larven der Fliegen viel geringer, als ich sie bei irgend einem anderen Thiere gefunden habe. Auch in diffusem Tageslichte, 1 m vom Fenster entfernt, wurde noch die Richtung der Strahlen von den Thieren eingehalten, nur fand, je geringer die Lichtintensität war, um so leichter eine Ablenkung der Thiere aus der geradlinigen Richtung der Bewegung durch andere, namentlich durch Kontaktreize statt. Ich habe die Ver-

suche im Laufe von 2 Jahren vielfach wiederholt und dabei wesentlich dieselben Resultate gehabt. Die Reizbarkeit der Thiere ist aber durchaus nicht immer die gleiche. Namentlich ist die Reizbarkeit in verschiedenen Lebensperioden sehr verschieden. Ich habe mich aber mit Sicherheit davon überzeugt, dass die Larven im Augenblick des Ausschlüpfens bereits negativ heliotropisch sind, wenngleich sie sich auch nicht so scharf in der Richtung des Lichtstrahles bewegen, wie die ausgewachsenen Thiere.

Ich brachte Fliegeneier auf berusste Glasplatten und liess die Larven dort ausschlüpfen. Da sie auf ihrem Wege den Russ wegwischten, so schrieben die Thiere den Weg, den sie vom Ei aus nahmen, selber auf. Die Glasplatten lagen auf einem horizontalen Tische in einem Zimmer, das nur von einer Seite Licht erhielt. Die Spuren verliefen fast ausnahmslos nach der Zimmerseite der Platte. Die wenigen Ausnahmen hatten im Allgemeinen den Verlauf, dass sie zuerst nach der Fensterseite führten, dann aber bald umbogen und nun ebenfalls an die Zimmerseite führten. Nicht eine mysteriöse Naturkraft, nicht ein geheimnissvoller „ererbter Instinkt" schrieb den Thieren die Richtung der Bewegung vor, sondern lediglich die Richtung der Lichtstrahlen; wie es bei den Schmetterlingen, die der Puppenhülle entschlüpfen, die Schwerkraft ist, welche ihre Orientirung bestimmt.

Kam das diffuse Tageslicht von zwei Fenstern, deren Ebenen einen Winkel von 90° bildete, so verliefen die Spuren etwa in der Diagonale der beiden Fensterebenen. Brachte ich die Platte mit den Eiern in einen absolut dunklen Raum, so verliefen die Spuren konzentrisch um das Nest: die Thiere hatten sich allseitig gleichmässig zerstreut, aber im Gegensatze zu den belichteten Thieren, welche die Glasplatte verliessen und immer weiter nach der Zimmerseite getrieben werden, war der Kreis, auf dem die Thiere im Dunkeln sich ausbreiteten, ein sehr enger; die Thiere verliessen die Glasplatte nicht. Die konstante Intensität des Lichtes wirkt eben, wie wir es auch bei den positiv heliotropischen Thieren sahen, dauernd als Reiz,

der das Thier zur ständigen Bewegung gegen die Lichtquelle oder von ihr forttreibt, bis eben andere Reizursachen hinzukommen, welche die Lichtwirkung modifiziren oder aufheben.

Ich habe schon in meiner kurzen Mittheilung über den thierischen Heliotropismus eine Lichtwirkung an Fliegenlarven erwähnt, die ich damals als eine Art von Anisotropie bezeichnete und die ich einstweilen immer noch nicht recht unter die übrigen Phänomene des Heliotropismus einzureihen vermag. Die Erscheinung, um die es sich hier handelt, tritt nur ein bei stärkerer Lichtintensität und nur bei frisch ausgeschlüpften oder doch noch jüngeren Larven. Sie besteht darin, dass die Thiere der Lichtquelle die Bauchseite zukehren, ohne dass sie ihre Medianebene in die Richtung der Strahlen stellen. Niemals habe ich die Orientirung bei ausgewachsenen Larven eintreten sehen. Hatte ich die Thiere in einem Reagenzglase, dessen Längsachse senkrecht gegen das Fenster gerichtet war und setzte ich sie unmittelbar am Fenster den direkten Strahlen der Sonne oder des Himmelslichtes aus, so verliessen die Thiere die basale Seite des horizontal liegenden Glases und krochen an die obere Seite desselben. Die Thiere glichen also hierin ganz den positiv heliotropischen Thieren und ich hätte glauben können, einen jener Fälle vor mir zu haben, der bei Pflanzen öfter beobachtet ist: dass nämlich bei starker Lichtintensität der Heliotropismus eines Organs den entgegengesetzten Sinn hat wie bei schwacher Lichtintensität. Ein genaueres Zusehen ergab aber, dass das hier nicht so war. Die positiv heliotropischen Thiere gingen, wie wir gesehen haben, wenn das Reagenzglas senkrecht zur Fensterebene lag, nicht nur an die obere, sondern auch an die Fensterseite des Glases. Das war bei den Muscidenlarven nicht der Fall. Sie stellten alle ihre Bauchseite gegen die Lichtquelle, gingen aber im Uebrigen regellos zur Fensterseite, wie zur Zimmerseite des Reagenzglases. Ich brachte die Thiere in ein Reagenzglas, das bis auf einen kleinen schmalen Spalt mit schwarzem Papier überklebt war und liess nun durch diesen Spalt direktes Sonnenlicht in das Glas fallen. Die Thiere, welche unten waren, verliessen

sofort, als das Licht auf ihren Rücken fiel, die Basis des Glases und krochen aufwärts; aber kein Thier, das hier im Dunkeln Schutz vor dem Lichte gefunden hatte, wurde an die obere belichtete Seite des Glases gelockt, wie es unter den gleichen Bedingungen bei den positiv heliotropischen Raupen von Chrysorrhoea geschah.

Hielt ich das Glas vertikal, so sammelten sich die Thiere mehr an der Fensterseite des Glases, aber sie krochen nicht alle aufwärts, wie es die positiv heliotropischen Thiere thaten. Brachte ich die Thiere auf die Aussenfläche eines Reagenzglases, so gingen sie nicht nach oben, sie sammelten sich vielmehr an der unteren Seite des Cylinders. Dieser Versuch aber verlor dadurch an Deutlichkeit, dass die Thiere leicht vom Glase abfielen. Es lassen sich diese Thatsachen nicht anders formuliren, als in der Weise, dass die jungen Muscidenlarven durch intensives Licht gezwungen werden, die Bauchseite der Lichtquelle zuzukehren, während ihnen die Orientirung der Medianebene gegen die Richtung des Lichtstrahles dabei gleichgültig ist.

Die ventrale Einstellung erfolgt nur dann, wenn die Thiere dem Lichte exponirt sind; sind sie vor Licht geschützt, so werden sie nicht durch das Licht gezwungen, an die Oberfläche zu kommen. Aber damit sind die Besonderheiten dieser Orientirungsbewegungen der Fliegenlarven noch nicht erschöpft. Während nämlich sonst die Orientirungsbewegungen gegen Licht unter blauem Glase ebenso rasch und in derselben Form verlaufen wie in gemischtem Lichte — da im gemischten Lichte hauptsächlich nur die von blauem Glase wenig absorbirten, stärker brechbaren Strahlen heliotropisch wirksam sind — sah ich die eben erwähnte Einstellung der Fliegenlarven weder unter blauem noch unter rothem Glase eintreten.

In direktem Sonnenlichte dauerte es 1—1½ Minuten, bis die Thiere an der oberen Seite des horizontal liegenden Glases dicht gedrängt zusammen waren. Unter rothem Glase ging im Laufe von 25 Minuten, unter blauem in einer Zeit von

5 Minuten auch nicht ein einziges jener Thiere an die obere Seite des Glases.

Die ventrale Einstellung der Muscidenlarven gegen die Lichtquelle ist am deutlichsten bei eben ausgeschlüpften Larven. Sie nimmt ab mit zunehmendem Wachsthum der Larven. Ich vertheilte den von einer Fliege gelegten Klumpen von Eiern in 3 Gläser. In allen Gläsern stellten sich die Thiere nach dem Ausschlüpfen ventral gegen das Himmelslicht ein. Ich gab den Thieren in dem einen Glase sofort Fleisch und liess die Thiere in den beiden anderen Gläsern ungefüttert. Am nächsten Tage stellten die ungefütterten sich gegen Tageslicht wieder ventral ein, während die nunmehr stark gewachsenen gefütterten Thiere im diffusen Tageslichte sich nicht mehr ventral einstellten. Ich habe das gleiche Resultat auch erhalten, wenn ich die Thiere einer Zucht zur Hälfte mit Fett, zur Hälfte mit Muskelsubstanz fütterte. Die letzteren wuchsen energischer als die ersteren. Während nun die mit Fett gefütterten im diffusen Tageslichte sich schon ventral einstellten, war für die mit Muskel gefütterten direktes Sonnenlicht zur Hervorbringung dieses Effektes nöthig.

Ich hätte daran zweifeln können, ob hier eine Lichtwirkung vorliegt, wenn ich mich nicht hätte in jedem Falle überführen können, dass die Erscheinung mit Abnahme der Lichtintensität an Deutlichkeit verliert und endlich aufhört. Um eine Wirkung der Wärme kann es sich auch nicht gehandelt haben, da die Thiere eine dunkle Wärmequelle fliehen, wie wir gleich sehen werden. Durch dieses Ueberwiegen der ventralen Reizbarkeit ist es nicht leicht, den negativen Heliotropismus an jungen Larven in einem Reagenzglase nachzuweisen; sie stellen sich ventral im Reagenzglase ein und kümmern sich im Uebrigen nicht um die Richtung der Strahlen.

Ueber die Orientirung der Muscidenlarven gegen eine Wärmequelle.

Gelangt eine Muscidenlarve auf ihrem Wege an eine Stelle, deren Temperatur nur um 1° höher ist als die der Umgebung, so hemmt sie die Bewegung und dreht den Kopf seitlich. Be-

rührt sie dabei mit dem Kopfe eine niedriger temperirte Stelle, so wendet sie sich dahin und kriecht in der neuen Richtung der Medianebene ihres Kopfes weiter. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man die Fingerkuppe aussen an eine Stelle des Reagenzglases legt, in dessen Innerem die Made sich befindet. Durch ein empfindliches und hinreichend feines Thermometer kann man die Temperaturerhöhung der berührten Stelle nachweisen. Sobald das Thier an die von der Kuppe des Fingers berührte Stelle kommt, wendet es den Kopf. Ist die Kopfwendung nicht so ausgiebig, dass das Thier eine kühlere Stelle berührt, so kriecht es in der alten Richtung weiter auf die höher temperirte Stelle. Auch für die Orientirung gegen eine Wärmequelle sind demnach die Reize, welche den oralen Pol treffen, bestimmend; wie das auch für das Licht der Fall war. Steckt man ein Reagenzglas, in dem sich eine grössere Zahl von Fliegenmaden befindet, in die Tasche, verhindert man den Lichtzutritt, so drängen sich die Thiere in wenigen Augenblicken an der dem Körper des Experimentators abgewendeten Seite des Glases dicht zusammen.

Dasselbe geschieht, wenn man das Reagenzglas den Strahlen einer dunkeln Wärmequelle aussetzt.

Umgiebt man die eine Hälfte des Reagenzglases mit einer Wasserhülle von höherer Temperatur, die andere mit einer solchen von niedriger Temperatur, so werden die in dem hochtemperirten Theile befindlichen Thiere unruhig oder sie gehen zu Grunde; aber sie werden nicht gerichtet und vermögen sich demgemäss auch nicht in den Theil des Reagenzglases zu retten, in welchem die Glaswand niedrig temperirt ist.

Bei diesen Versuchen befinden sich die Thiere in einem langen Reagenzglase a (Fig. 4). Die obere Hälfte desselben war von dem weiteren Hohlcylinder b umgeben, dessen Boden der Korkstöpsel c bildete, in den a wasserdicht eingekittet war. Die untere Hälfte von a tauchte in den Hohlcylinder d. b und d wurden bis zu einer gewissen Höhe mit Wasser gefüllt.

Wurde nun die Temperatur des Wassers im Cylinder b auf

34^0 gebracht, während die Temperatur des Wassers in d 18^0 betrug, so geriethen die Thiere im oberen Theile des Reagenzglases in ausserordentliche Unruhe, aber sie krochen nicht in den kühleren Theil des Glases. Ebensowenig fand eine derartige zweckmässige Orientirung der Thiere statt, wenn die Temperatur im unteren Hohlcylinder höher war als im oberen. Nur dann fand ein richtender Einfluss der Temperatur statt, wenn ein Thier an die Grenze der höher und niedriger temperirten Zone bei c kam. In den niedriger temperirten Theil gingen die Larven in dem Falle wohl hinein, dagegen nicht in den höher temperirten.

Fig. 4.

Dagegen gelingt es leicht, selbst durch diffuses Tageslicht die Thiere aus einem niedrigen in einen hochtemperirten Raum zu treiben. Das ist eben deshalb möglich, weil das Licht einen richtenden Einfluss auf die Thiere ausübt und ihnen die Richtung ihrer Progressivbewegung präcis vorschreibt, während das gleiche bei einer Wärmequelle nur in geringem Maasse stattfindet. Deshalb war es auch möglich, die Thiere aus diffusem Tageslichte in direktes Sonnenlicht zu treiben, der Temperaturdifferenz zum Trotz.

Bei niedrigen Temperaturen, schon bei $+10^0$, ist es kaum mehr möglich, den Heliotropismus der Fliegenlarven nachzuweisen. Auch bei diesen Thieren gelingen die heliotropischen Versuche bei einer Temperatur von $20—25^0$ am besten.

Die Orientirung der Muscidenlarven gegen chemische Reize.

Legt man an einem Sommertage ein Stück Fleisch ins Freie, so sammeln sich alsbald Schmeissfliegen in grosser Zahl auf demselben und legen ihre Eier ab. Es unterliegt keinem Zweifel, dass ein chemischer Reiz die Thiere anlockt und zur Eiablage zwingt. Dieselbe Anziehungskraft übt aber faulendes Fleisch auf die Fliegenmaden. Hält man die Thiere in einem Glase mit faulem Fleische und lüftet man ein wenig den

vorher fest verschlossenen Kork, so kehren die Thiere, welche zwischen dem Fleische und dem offenen Ende des Glases umherkriechen, sofort zu dem Fleische zurück. Ich befeuchtete eine kleine Fläche auf einer Glasplatte, indem ich ein Stück faules Fleisch dagegen drückte. In die Mitte dieses Bezirkes setzte ich halb ausgewachsene Larven, welche ich vorher vom Fleische genommen hatte. Dieselben krochen zuerst gegen die Zimmerseite der Platte, kehrten aber um, als sie an die Grenze des vom faulen Fleische berührten Bezirkes kamen und blieben in demselben. ½ Stunde später, erst als die Stelle ganz ausgetrocknet war, verliessen sie dieselbe. Befeuchtete ich eine Stelle mit reinem Wasser, so blieben die Larven nicht auf derselben sitzen.

Wenn ich Thiere, die bis dahin an einem Kadaver gesessen hatten, auf eine Glasplatte setzte und ein Stück faules Fleisch in die Nähe brachte, so krochen die Thiere auf dasselbe, auch wenn sie dabei gegen das Fenster wandern mussten. Aber die Erscheinung trat nur so lange ein, als die Thiere in unmittelbarer Nähe des Fleisches sassen. War der Abstand grösser als etwa 1½ cm, so wurden sie von dem faulen Fleische nicht mehr angezogen, sie folgten dann der Richtung der Lichtstrahlen und konnten neben der Nahrung verhungern. Auch die noch ungefütterten Thiere wurden von faulem Fleische angelockt. Fett wirkte, auch wenn es übelriechend war, auf die Thiere wenig oder gar nicht anziehend; das ist deshalb merkwürdig, weil die weibliche Fliege ebenfalls nicht so stark durch Fett wie durch Muskelsubstanz angelockt wird. Ich legte oft ein Stück Pferdemuskel und ein Stück Pferdefett nebeneinander in die Sonne. Während der Muskel mit Eiern übersät war, blieb das Fett meist frei von Eiern. Es scheint also, dass genau dieselbe chemische Reizursache die Fliege zur Eiablage zwingt, welche die Made anlockt. Fauler Käse lockte die Maden ebenfalls an, dagegen blieb asa foetida und Ammoniak ohne Wirkung auf die Thiere. Es muss eine bei der Fäulniss von Eiweiss sich bildende flüchtige Substanz sein,

durch welche die Muscidenlarven auch aus einiger Entfernung angezogen werden.

Die Kontaktreizbarkeit (Stereotropismus) der Muscidenlarven.

Es ist bekannt, dass die Muscidenlarven sich gern in Ritzen und Spalten des Bodens einzwängen, und es ist erstaunlich, durch wie enge Spalten die ausgewachsenen Larven durchzuschlüpfen im Stande sind. Auf den darwinistischen Beobachter, der wüsste, dass die Thiere das Licht „scheuen", könnte diese Reizbarkeit den Eindruck machen, als wollten sich die Thiere vor Licht schützen. Dass diese Kontaktreizbarkeit ganz unabhängig ist vom Heliotropismus der Thiere, geht daraus hervor, dass dieselben sich auch unter eine vollkommen durchsichtige Glasplatte einzwängen und hierbei auch eventuell zur Lichtquelle sich bewegen.

Die Thiere behalten aber auch diese Art Reizbarkeit bei, wenn man sie in ein Gefäss mit Wasser bringt, in dem sie bald zu Grunde gehen. Ich wurde auf diese Erscheinung aufmerksam, als ich Tritonen mit Muscidenlarven fütterte. Auf dem Boden des Gefässes lagen kleine Steine und die Larven bohrten sich mit solcher Gier und „Geschicklichkeit" unter die Steine ein, als ob sie immer nur unter diesen gelebt hätten. Die Zweckwidrigkeit dieser Reizbarkeit im vorliegenden Falle leuchtet ein, wenn man bedenkt, dass die Thiere dadurch verhindert werden, die Oberfläche wieder zu gewinnen und dass sie in Folge dessen ertrinken.

Es ist mir bei diesen Versuchen auch aufgefallen, dass die Thiere, wenn man sie unter den Wasserspiegel bringt, nicht aufwärts schwimmen, wodurch sie sich vom Tode retten würden, sondern im Gegentheil abwärts. Die Ursache hierfür vermag ich nicht anzugeben. Bei den Thieren lässt sich sonst kein positiver Geotropismus nachweisen.

Ueber den positiven Heliotropismus der Fliege im geschlechtsreifen Zustand.

Die Fliege, welche als Larve negativ heliotropisch ist, ist im geschlechtsreifen Zustande positiv heliotropisch. Diese Um-

kehr im Sinne des Heliotropismus beim Uebergange in den geschlechtsreifen Zustand ist nichts seltenes. Auffallend ist dagegen der Umstand, dass der Heliotropismus sich der Richtung nach ändert, während doch die Orientirung gegen chemische Substanzen, wie wir sahen, bei der weiblichen Fliege im geschlechtsreifen Zustande dieselbe bleibt wie im Larvenzustande.

Der positive Heliotropismus ist bei der Fliege durch dieselben Versuche nachweisbar wie bei den Blattläusen. Nur ist zu bemerken, dass die Fliege mit mehr Arten von Reizbarkeit ausgestattet ist als die Blattlaus und dass deshalb, wenn andere Reizursachen im Spiele sind, der Heliotropismus verdeckt werden kann. So beobachtete ich in einem Falle, dass Licht, Schwerkraft und Wärme auf die Fliege wirkungslos blieben, weil die Thiere sich unter allen Umständen an den Korkstöpsel des Glases setzten. Am Stöpsel, der schon viel gebraucht war, befand sich wahrscheinlich eine Substanz, durch welche die Fliegen angelockt wurden. Denn als ich die Thiere in eine Flasche mit einem reinen Glasstöpsel brachte, reagirten sie auf Licht.

Eine sehr schöne Beobachtung über den Einfluss des Lichtes auf die Orientirung der Stubenfliegen verdanke ich Herrn Pro-

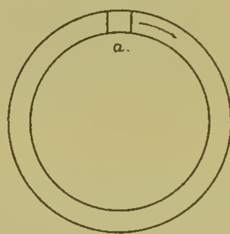


Fig. 5.

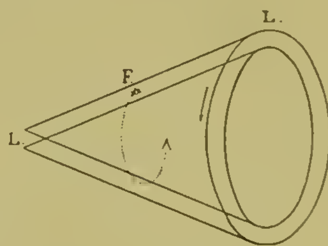


Fig. 6.

fessor Dr. Mach in Prag, der so freundlich war, mir dieselbe brieflich mitzutheilen.

„Vor einigen Jahren habe ich zufällig eine Beobachtung angestellt, die ich nicht weiter verfolgen konnte. Als ich meinen rotirenden Polarisationsapparat mit Anwendung von Sonnenlicht im verdunkelten Zimmer justirte, wobei ein sehr

helles, quadratisches, etwa 16 cm haltendes Bild a (Fig. 5) 3—4 Mal per Sekunde in einem Kreise von etwa 30 cm Radius herumgeführt wurde, kam zufällig eine Fliege F (Fig. 6) durch das Lichtbündel LL geflogen, machte wie betäubt die ganze Rotationsbewegung mit und fiel dann auf den Tisch. Beim Wiederauffliegen konnte ich das Experiment noch zweimal wiederholen. Die Fliege, die anscheinend ganz gesund war, verlor ich nachher, anderweitig beschäftigt, bald aus dem Gesicht."

Es wurden also in diesem Falle durch den rotirenden Lichtstrahl dieselben Effekte ausgelöst, wie man sie bei Drehung der Fliege auf einer Centrifugalmaschine erhalten kann.

X.

Der negative Heliotropismus der Larve von Tenebrio molitor.

Ein geeignetes Thier zur Demonstration des negativen Heliotropismus ist auch die Larve des Mehlkäfers (Tenebrio molitor), die man sich leicht in grösserer Menge verschaffen kann. Hat man eine grössere Zahl solcher Thiere in der Mitte eines Tellers, so kriechen die Thiere an die Zimmerseite desselben; ist die Lichtintensität hinreichend gross, so bleiben sie dauernd hier sitzen. Bedeckt man den Teller mit dunkelblauem Glase, so ändert sich nichts. Ueberdeckt man ihn mit hellem rothen Glase, so wandern die Thiere in der konkaven Rinne des Tellers sowohl nach der Fenster- wie nach der Zimmerseite des Tellers; eine bestimmte Orientirung tritt nicht ein. Sie verhalten sich unter rothem Glase fast wie im lichtleeren, unter blauem Glase wie im belichteten Raum.

Ich bedeckte den Teller zur Hälfte mit rothem, zur Hälfte mit blauem Glase, so dass die Trennungslinie beider Gläser in die Richtung der Lichtstrahlen fiel. Im Anfang des Versuches war die Vertheilung eine gleichmässige. In der blauen Hälfte wanderten alle Thiere an die Zimmerseite des Tellers, keins in umgekehrter Richtung; in der rothen Hälfte wanderten sie nach allen Richtungen. Wohl gingen die Thiere aus der blauen Hälfte in die rothe, das Gegentheil kam aber nicht vor.

Ueberdeckte ich den Teller zur Hälfte mit einem undurchsichtigen dichten Karton, zur andern Hälfte mit rothem Glase, so dass die Trennungslinie wieder in die Richtung der Strahlen fiel, so vertheilten sich die Thiere in beiden Hälften des Tellers allseitig. Nach längerer Zeit aber war doch die Mehrzahl der Thiere unter dem Karton.

Die bisher erwähnten Versuche beziehen sich auf direktes Sonnenlicht. Ist die Lichtintensität gering, befindet sich der Teller an einem trüben Tage etwas entfernt vom Fenster, so kann man bemerken, dass die Thiere, wenn sie zu Beginn des Versuches in der Mitte des Tellers lagen, stets an die Zimmerseite des Tellers kriechen; wenn sie aber in der Rinne angelangt sind, so verlassen sie dieselbe nicht mehr und kriechen nun auch gegen das Fenster. Die Thiere sind auch gezwungen, die Oberfläche ihres Körpers möglichst allseitig an andere feste Körper anzuschmiegen.

Diese Erscheinungen änderten sich nicht, wenn man den Teller mit blauem Glase bedeckte. Bedeckte man ihn aber mit rothem Glase, so gingen die Thiere auch in der freien Fläche des Tellers ebenso häufig gegen das Fenster wie an die Zimmerseite.

Was den vorhin erwähnten Stereotropismus dieser Thiere betrifft, so ist zu bemerken, dass die Thiere sich in den konkaven Kanten eines dunkeln Kastens sammeln.

Man könnte daran denken, dass der Stereotropismus die Bedeutung habe, den Körper möglichst vor Verdunstung zu schützen. Ich bedeckte die Bodenfläche eines Kastens zur Hälfte mit feuchten, zur Hälfte mit trockenen Lappen, legte je 50 Thiere in beide Hälften des Kastens und stellte den Kasten in's Dunkle. Nach zwei Stunden war auch nicht ein Thier mehr im feuchten Theile des Kastens. Die Thiere fliehen die Feuchtigkeit und suchen trockene Stellen auf. Die Kontaktreizbarkeit der Thiere und der negative Heliotropismus bestimmen die Lebensweise dieser Thiere, die vor Licht geschützt, im Mehl leben.

Der negative Heliotropismus der Maikäferlarven.

Ganz ähnlich wie die Larven von Tenebrio molitor verhalten sich die Larven (Engerlinge) von Melolontha vulgaris.

Da sie meist auf der Seite liegend sich fortbewegen, so erfolgt ihre Orientirung etwas träge; sie halten auch nicht so scharf die Richtung der Strahlen bei ihren Bewegungen ein wie die übrigen bis jetzt besprochenen Thiere.

Sie fliehen die Lichtquelle und wandern von dem Fenster nach der Zimmerseite ihres Behälters. Dass es auch hier wesentlich die stärker brechbaren Strahlen sind, welche diese Wirkung herbeiführen, geht aus folgendem Versuch hervor, der gleichzeitig auch ein Bild des zeitlichen Verlaufes der Versuche bei diesen Thieren geben soll: Ich legte um 10 Uhr 40 Min. 23 Engerlinge in die Mitte eines runden Tellers, der mit blauem Glase überdeckt war. Die Thiere gingen an die Zimmerseite des Tellers, versuchten am Rande weiter zu kriechen und kehrten wieder um und waren um 10 Uhr 45 Min. an der Zimmerseite zur Ruhe gekommen. Ich wartete noch 5 Minuten und legte dann um 10 Uhr 50 Min. statt des blauen. rothes Glas auf. Die Thiere vertheilten sich gleichmässig über den ganzen Teller und um 11 Uhr waren an der Fensterseite 9 Thiere, die übrigen Thiere in ziemlich gleichmässiger Vertheilung im ganzen Glase.

Dann legte ich wieder statt des rothen, blaues Glas auf. Um 11 Uhr 7 Min. waren alle Thiere an der Zimmerseite des Tellers auf einen dichten Haufen gedrängt.

Um 11 Uhr 10 Min. legte ich wieder rothes Glas auf. Die Thiere begannen sofort wieder auf dem Teller nach allen Richtungen umherzukriechen. Um 11 Uhr 20 Min. waren 12 Thiere an der Fensterseite, 6 in der Mitte, 2 an der Seite und 3 an der Zimmerseite des Tellers. Ich liess nun das rothe Glas liegen und sah zu, ob nicht doch mit der Zeit auch durch die durch das rothe Glas gehenden Strahlen eine Orientirung herbeigeführt werde. Im Verlauf der nächsten Stunde blieb die

Orientirung wesentlich die gleiche. Allmählich gingen aber mehr und mehr Thiere nach der Zimmerseite und um 3 Uhr 30 Min. Nachmittags waren alle bis auf 5 Thiere an der Zimmerseite dicht beisammen. Es trat also schliesslich auch unter rothem Glase eine, wenn auch nicht vollständige negativ heliotropische Orientirung der Thiere ein. Es wirken also auch hier die durch rothes Glas gehenden Strahlen dem Sinne nach gleich, der Intensität nach viel schwächer als die durch blaues Glas gehenden Strahlen. In der letzteren Beziehung stimmt das Verhalten dieser Thiere mit dem der Pflanzen überein.

Die Engerlinge bohren sich in den Boden ein. Der negative Heliotropismus kann hierbei mitwirken. Zweifellos aber ist Kontaktreizbarkeit hier im Spiele.

Es fragt sich, ob auch Geotropismus die Thiere bestimmt, wie Wurzeln in die Erde einzudringen. Um das zu ermitteln, stellte ich folgenden Versuch an: Ich füllte einen Hohlcylinder von starkem Pappdeckel, dessen Querschnitt 5 cm Durchmesser hatte, möglichst gleichmässig mit Erde. Die Höhe des Cylinders betrug etwa 20 cm. Ich befestigte den Cylinder an einem Stativ, so dass seine Längsachse vertikal stand und näherte ihn dem Tisch so weit, dass er zwei auf demselben liegende Engerlinge eben berührte. Auf die obere Seite des Cylinders legte ich ebenfalls zwei Engerlinge. Wären die Thiere negativ geotropisch, so hätten sich die oben liegenden Thiere jedenfalls rascher einbohren müssen, als die unten liegenden. Das Gegentheil war der Fall. Nach 3/4 Stunden hatten sich die unten liegenden Thiere so weit nach oben durchgebohrt, dass nichts mehr von ihnen zu sehen war, die oben befindlichen waren erst eine Stunde später in die Tiefe gekrochen. Wenn also auch, wofür ich bis jetzt keine bestimmten Anhaltspunkte habe, die Thiere positiv geotropisch sind, so bestimmt die Kontaktreizbarkeit die Thiere, sich auch der Richtung der Schwerkraft entgegen in den Boden einzubohren.

———

XI.

Die Verbreitung der heliotropischen Erscheinungen im Thierreiche.

Die bisher erwähnten (wie überhaupt der grössere Theil) meiner Versuche sind an Insekten ausgeführt.

Was nun die Versuche an Vertretern der übrigen Thierklassen betrifft, so habe ich die Identität des thierischen mit dem pflanzlichen Heliotropismus bestätigt an Wirbelthieren (Fröschen, weissen Mäusen), Krebsen (Gammarus locusta, Cuma Rathkii), an nackten Schnecken und an Würmern (Blutegel, Planarien, Regenwürmern u. A.). Für die Infusorien liegen ausreichende Beobachtungen schon vor, welche zur Genüge darthun, dass die Sachs'schen Gesetze des Heliotropismus auch hier Gültigkeit haben [1]).

In Bezug auf Coelenteraten und Echinodermaten fehlt es noch an Untersuchungen; die Versuche Trembleys an Hydra aber lassen erkennen, dass auch hier die Verhältnisse wesentlich die gleichen sind; wenigstens scheint mir der Versuch von Trembley nur unter der Annahme verständlich, dass die Richtung der Progressiv-Bewegung von Hydra durch die Richtung des Lichtstrahles bestimmt ist.

Zur Methode der Versuche an Wasserthieren habe ich noch Folgendes anzuführen: Um nachzuweisen, dass die Richtung der Strahlen die Richtung der Progressiv-Bewegung be-

---

1) In den in der Einleitung citirten Arbeiten von Strasburger, Engelmann und Stahl.

stimmt, bediente ich mich eines langen viereckigen Glaskastens, dessen eine schmale Wand durch ein Uhrglas gebildet war. Die Konvexität des Glases war nach aussen gerichtet. Liess ich nun direktes Sonnenlicht auf das Uhrglas fallen, so wurden die Strahlen einige Centimeter hinter der Glaswand vereinigt. Nichtsdestoweniger gingen die positiv heliotropischen Thiere von der Zimmerseite des Glaskastens in der Richtung der Strahlen durch den Kreuzungspunkt der Strahlen nach der vorderen Wand des Behälters, obwohl dort im Brennpunkte die Intensität des Lichtes am grössten war. Sehr schön liess sich das an sehr kleinen positiv heliotropischen Würmern zeigen, die ich im Brackwasser bei Kiel gefunden hatte, die ich aber leider versäumt habe, zu bestimmen.

Von Einzelheiten will ich hier noch kurz die Versuche von Fröschen anführen. Die Thiere bewegen sich, wie wohl jedem Physiologen bekannt ist, von der Lichtquelle fort. Brachte ich die Thiere in einen sargartigen langen Kasten, durch dessen quere kleine Wand Licht einfiel, so gingen die Thiere an die entgegengesetzte Seite des Kastens. Das gleiche trat auch ein, wenn das Licht durch ein rothes oder blaues Glas fiel.

Es wirken also die schwächer brechbaren Strahlen dem Sinne nach in genau der gleichen Weise wie die stärker brechbaren Strahlen [1]). Nur hinsichtlich der Intensität der Wirkung besteht ein Unterschied.

Die Wirksamkeit der stärker brechbaren Strahlen ist viel grösser als die der weniger brechbaren. Das kann man dadurch

---

1) Graber giebt an, „dass für den Frosch Roth die absolute Lieblingsfarbe und Blau die absolute Widrigkeitsfarbe“ sei. Zu einem so irrigen Ausspruche, der einen Gegensatz im Sinne der Wirkungen von stärker und schwächer brechbaren Strahlen behauptet, während doch Gleichsinnigkeit und nur ein quantitativer Unterschied der Wirkungen besteht, ist Graber keineswegs durch die von ihm beobachteten Thatsachen gedrängt worden. Er bedeckte einen Trog zur Hälfte mit rothem, zur Hälfte mit blauem Glase und fand im günstigsten der von ihm angeführten Beispiele unter dem rothen 254, unter dem blauen Glase 146 Frösche. Die Behauptung, dass Roth „die absolute Lieblingsfarbe“, Blau „die absolute Widrigkeitsfarbe“ des Frosches sei, passt doch nicht genau zu der Erscheinung, dass 254 Frösche unter blauem, 146 dagegen unter rothem Glase sich

zeigen, dass man den Frosch *gleichzeitig* stärker und schwächer brechbaren Strahlen aussetzt, *deren Richtung aber eine entgegengesetzte ist.* Alsdann wirken nur die stärker brechbaren Strahlen richtend auf die Thiere ein. Die eine quere Wand des Sarges wird durch rothes, die andere durch blaues Glas gebildet. Alsdann verhalten sich die Thiere ebenso, wie wenn nur durch das blaue Glas Licht einfiele, sie bewegen sich vom blauen Glase fort.

Genau so würde sich auch ein wachsender Spross in demselben Kasten verhalten, dessen Orientirung auch lediglich durch die Richtung der stärker brechbaren Strahlen bestimmt ist.

Wie vielmal stärker die heliotropische Wirksamkeit der stärker brechbaren Strahlen als die der weniger brechbaren ist, geht daraus hervor, dass der Effekt des Versuches sich nicht ändert, wenn man die Oeffnung, durch welche stärker brechbare Strahlen einfallen, viel kleiner macht, als die Oeffnung durch welche schwächer brechbare Strahlen einfallen.

Dass auch beim Frosch das Licht als konstante Reizursache wirkt, geht daraus hervor, dass die Thiere dauernd an dem der Lichtquelle entgegengesetzten Ende des Kastens sitzen bleiben.

Es wird behauptet, dass man Frösche fangen könne, wenn man ihnen ein rothes Tuch vorhält; sie sollen alsdann auf dasselbe springen.

Die Erscheinung bedarf einer genaueren Analyse und es erscheint mir jedenfalls nicht erlaubt, diese Erscheinung mit den heliotropischen Erscheinungen zusammen zu werfen. Bei einem Raben beobachtete ich, dass er entsetzlich aufgeregt wurde, so oft man ein Tuch entfaltete. Die Farbe des Tuches

---

fanden. Und welche Garantien hat denn Graber, dass es für den Frosch „Lieblingsfarben“ und „Widrigkeitsfarben“ überhaupt giebt? Ich zweifle nicht, dass Graber mir jetzt zugeben wird, dass es sich auch in seinen Beobachtungen nur um heliotropische Erscheinungen handelt; d. h. dass die Thiere durch das Licht gerichtet werden und dass die stärker brechbaren Strahlen ein Thier im gleichen Sinne wie die schwächer brechbaren Strahlen, aber viel schneller und präciser richten.

war dabei ganz gleichgültig. Es würde nur zur Verwirrung führen, wollte man diese Erfahrungen an Fröschen, Truthähnen, Stieren etc. mit den heliotropischen Erscheinungen ohne Weiteres vereinigen.

Im Pflanzenreich ist der positive Heliotropismus weit verbreiteter, als der negative. Obwohl nun der Gegensatz zwischen positivem und negativem Heliotropismus sachlich weniger Bedeutung hat, so lohnt es sich doch, zu konstatiren, dass auch im Thierreiche der positive Heliotropismus anscheinend bei ungleich viel mehr Species vertreten ist, als der negative.

Als positiv heliotropisch kann man nach meinen Beobachtungen alle Schmetterlinge und Raupen ansehen, gleichviel ob sie bei Tag oder Nacht fliegen. Ich habe mich bis jetzt vergeblich bemüht, einen negativ heliotropischen Schmetterling oder eine negativ heliotropische Raupe zu finden. Ebenso ist die überwiegende Mehrzahl der übrigen geflügelten Insekten positiv heliotropisch.

Aber auch bei den im Wasser, ja im Schlamme lebenden Thieren, die ihrer ganzen Lebensweise nach vom Lichte keinen Nutzen ziehen können, findet man positiven Heliotropismus. Sehr interessant waren mir in dieser Hinsicht die Erfahrungen, welche ich an einem kleinen Krebse (Cuma Rathkii) machte, der auf dem Grunde der Kieler Bucht lebt. Derselbe kann nur mit dem Grundnetze aus dem Schlamme herausgefischt werden, in den er sich, wie wir sehen werden, vergräbt. Trotzdem ist das Thier sehr ausgesprochen positiv heliotropisch. Brachte ich diese kleinen Krebse in ein Glasgefäss und fiel nun von einer Seite her Licht in dasselbe, so gingen die sich bewegenden Thiere an die Lichtseite des Glases. Die ruhig sitzenden aber wurden gerichtet und drehten den oralen Pol gegen die Lichtquelle, die Medianebene in die Richtung der Strahlen. Drehte man die Lichtquelle oder das Gefäss vorsichtig, so änderten kurz darauf auch die Krebse ihre Einstellung, bis sie wieder mit der Symmetrieebene annähernd in der Richtung der Strahlen sich befanden. Die richtende Wirkung

trat hier in ähnlicher Weise hervor wie bei den Euglenen in den Beobachtungen von Stahl.

Ich setzte nun vorsichtig in den Behälter der Krebse ein kleines Glaskästchen, das mit Mud gefüllt war.

Die Thiere witterten den Schlamm nicht, wenigstens ging kein Thier in das Kästchen mit Schlamm. Wenn ich die Thiere in Unruhe versetzte (indem ich sie mit einem Pinsel berührte), so schwammen sie erst in die Höhe und liessen sich dann, wenn ich sie nicht weiter störte, träge auf den Boden niederfallen. Sobald nun dabei ein Thier zufällig auf den Schlamm niederfiel, so kam in dem Augenblick, als es den Schlamm berührte, Leben in das Thier. Gierig bohrte es sich in denselben ein und nun war es ganz unmöglich, das Thier durch Licht zu irgend einer Reaktion zu zwingen.

Die übrigen Thiere, die auf den Glasboden fielen, blieben träge.

Hier wirkt also die Berührung durch den Schlamm mächtiger als das Licht, die Kontaktreizbarkeit ist noch intensiver als der Heliotropismus. So also kommt es, dass das Thier, das zudem kein guter Schwimmer ist, trotz seines positiven Heliotropismus dem Lichte entzogen lebt. Dass es eine ähnliche Bewandtniss mit dem ebenfalls positiv heliotropischen Weidenbohrer hat, habe ich schon hervorgehoben.

XII.

Die Abhängigkeit der Orientirung von der Körperform.

Ich habe schon in der Einleitung erwähnt, dass die Richtung eines Thieres durch den Lichtstrahl wie jede Reizerscheinung bestimmt ist durch zweierlei Ursachen: erstens durch die äusseren Ursachen — in diesem Falle das Licht — und zweitens durch die Reizbarkeit des Thieres, d. h. durch den vermöge der Struktur des Thieres schon vorhandenen Komplex von Ursachen.

Was die Struktur der Thiere betrifft, so hatten wir es in dieser Schrift ausschliesslich mit solchen Thieren zu thun, deren Körper aus zwei morphologisch symmetrischen Hälften besteht und die eine morphologisch verschiedene Bauch- und Rückenseite und einen morphologisch verschiedenen oralen und aboralen Pol haben. Von allen übrigen detaillirteren morphologischen Eigenthümlichkeiten sehen wir ab, da die erwähnten Umstände zum Verständniss der thierischen Orientirungsbewegungen ebenso ausreichen wie zum Verständnisse der pflanzlichen Bewegungen. Den erwähnten morphologischen Verhältnissen entspricht die Vertheilung der Reizbarkeit an der Oberfläche des Thieres. Elemente der Körperoberfläche, welche in Bezug auf die Medianebene symmetrisch liegen, haben der Grösse nach gleiche Reizbarkeit. Dieser Umstand zwingt das Thier, sich so gegen die Lichtquelle einzustellen, dass je 2 symmetrische

Punkte der Körperoberfläche unter gleichem Winkel von den Lichtstrahlen getroffen werden, was der Fall ist, wenn das Thier seine Medianebene in die Richtung des Lichtstrahles stellt. Punkte der dorsalen oder der ventralen Körperoberfläche, welche gleich weit von der Medianebene entfernt sind, haben ungleiche Reizbarkeit und zwar ist im Allgemeinen die Reizbarkeit derjenigen Oberflächenelemente grösser, welche dem oralen Pole näher sind. Ebenso ist die Reizbarkeit eines Elementes der dorsalen Seite verschieden von der Reizbarkeit des gegenüberliegenden ventralen Elementes. Sind diese Annahmen über den Zusammenhang der Reizbarkeit mit der Hauptstruktur des Körpers richtig, so folgt ohne Weiteres, dass ein Thier von symmetrischer und dorsiventraler Seitlichkeit gezwungen ist, seine Medianebene in die Richtung des Lichtstrahles zu stellen und in dieser Richtung sich zu bewegen, entweder zur Lichtquelle oder in entgegengesetztem Sinne. Wir haben somit nachzuweisen, dass die angeführte Vertheilung der Reizbarkeit an der Körperoberfläche keine Fiktion ist, sondern der Wirklichkeit entspricht.

1. Der orale Pol eines dorsiventralen Thieres ist heliotropisch reizbarer als der aborale Pol eines Thieres, gleichviel ob das Thier Augen besitzt oder nicht.

Ich habe schon erwähnt, dass die ausgewachsene, völlig augenlose Muscidenlarve sofort die Medianebene ihres ganzen Körpers in die Richtung der Lichtstrahlen stellt, wenn nur ihr oraler Pol vom Sonnenlichte getroffen wird. Bleibt dagegen der orale Pol im Schatten, während der aborale Pol der Sonne ausgesetzt wird, so wird das Thier wohl unruhig, aber die Einstellung der Medianebene in die Richtung des Lichtstrahles und die Progressivbewegung in dieser Richtung unterbleibt. Das Licht schreibt also nur dann diesen Thieren die Richtung der Progressivbewegung vor, wenn es den oralen Pol trifft, während dieser Effekt ausbleibt, wenn nur der aborale Pol vom Lichte getroffen wird.

Ich habe schon die Beobachtung von Engelmann erwähnt, dass Euglena viridis bei partieller Belichtung des Körpers dann

deutlich reagirt, wenn das Licht auf den oralen Pol fällt. Euglena viridis besitzt nun an diesem Pol einen Pigmentfleck, den man als „Augenfleck“ bezeichnet; physiologisch ist der Ausdruck unglücklich gewählt, da wir nicht wissen, ob dieser Fleck irgend etwas mit den specifischen Funktionen unseres Auges gemein hat. Engelmann giebt aber ausdrücklich an, dass die reizbarste Stelle der Euglenen nicht der Pigmentfleck sondern das vor demselben gelegene farblose Protoplasma sei.

Der Regenwurm hat keine Augen. Hoffmeister hat gefunden, dass die Thiere sich vor dem Lichte zurückziehen, wenn das vordere Körperende beleuchtet wird. Wenn aber der orale Pol beschattet und der übrige Körper beleuchtet wird, so wird keine Wirkung erzielt. Darwin hat diese Versuche wiederholt und bestätigt[1]).

Süsswasserplanarien besitzen Augen und sind negativ heliotropisch, die Empfindlichkeit gegen Licht ist allerdings nicht sehr gross. Ich durchschnitt Planarien in der Mitte der Quere nach. Das orale Stück reagirte bald nach der Operation wie das ganze Thier auf Licht. Niemals aber sah ich bei dem aboralen Stück vor der Regeneration (die bei diesen Thieren sehr vollkommen ist) auch nur eine Andeutung einer Orientirungsbewegung gegen Licht, obwohl das aborale Stück keineswegs träge war, sondern sehr munter im Glase umherkroch und auf Berührung sehr prompt reagirte. Wenn ich beide Stücke an die Fensterseite des Behälters legte, so bewegte sich das Kopfstück gegen die Zimmerseite, das aborale Stück dagegen nicht. Bewegte sich das orale Stück von der Zimmer-Seite des Behälters gegen die Fensterseite, so kehrte es bald wieder um. Das aborale Stück kroch in den gleichen Fällen bis zur Fensterseite des Behälters. Stellte man vorsichtig den Behälter mit den Thieren um, so hatte dieser Umstand auf das aborale Thier keinen Einfluss, wohl aber auf das orale, welches sich alsbald gegen die Zimmerseite bewegte.

---

1) Darwin, Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer, übers. v. Carus 1882 S. 11 u. ff.

Bei Blutegeln lässt sich leicht zeigen, dass der Kopf, an dem sich Augen befinden, energischer auf Licht reagirt als der aborale Pol. Befinden sich am Boden des Becherglases, in dem man die Thiere hält, kleine Steine und erleuchtet man plötzlich den Behälter, so verbirgt das Thier seinen Kopf unter den Steinen, während der aborale Pol ruhig dem Lichte ausgesetzt bleibt. Auffallend ist es, wie spät die Reaktion selbst auf Beleuchtung des Kopfes eintritt. Es ist nichts ungewöhnliches, dass vom Augenblicke des Lichteinfalles bis zum Eintritt der Bewegung des Thieres 30—70 Sekunden verfliessen. Eine noch längere Reaktionszeit fand Hoffmeister beim Regenwurme.

Dass bei Thieren, welche Augen besitzen, der orale Pol reizbarer ist gegen Licht, braucht hier nicht weiter durch Thatsachen begründet zu werden.

Wir dürfen es deshalb als sicher ansehen, dass der orale Pol eines Thieres reizbarer gegen Licht ist als der aborale Pol, gleichviel ob das Thier Augen besitzt oder nicht.

Dieser Umstand hat zur Folge, dass es dem Thiere nicht leicht gelingt, sich senkrecht oder schräg gegen die Strahlen einer hinreichend intensiven Lichtquelle zu bewegen, denn da der orale Pol reizbarer ist als der aborale, muss derselbe energischer der Lichtquelle sich zu- oder abwenden (je nachdem das Thier positiv oder negativ heliotropisch ist) als der aborale.

2. Die heliotropische Reizbarkeit auf der Bauch- und Rückenseite eines dorsiventralen Thieres ist ebenfalls verschieden. Ueber diesen Gegenstand existiren bisher meines Wissens keine Beobachtungen an Thieren.

Wir sahen, dass die positiv heliotropischen Raupen, Blattläuse u. a. an die dem Lichte zugekehrte Seite ihres Behälters krochen und der Lichtquelle die Bauchseite dauernd zuwendeten. Am auffallendsten war die Erscheinung von Musca vomitaria. Dieselben, sonst negativ heliotropisch, werden durch intensives Licht gezwungen, der Lichtquelle die Bauchseite zuzukehren.

Sehr schön ist der Unterschied zwischen ventraler und dorsaler Reizbarkeit bei Planarien und Blutegeln zu beobachten. Beim Blutegel ist die Bauchseite, an der sich keine Augen befinden, empfindlicher gegen Licht als die Rückenseite. Wir haben erwähnt, dass das Thier, wenn nur sein Kopf vor Licht geschützt ist, die Rückenseite des aboralen Poles dem Lichte exponirt lässt. Wenn man die Thiere in einem Becherglase hält, so saugen sie sich gern an der vertikalen Wand fest, wobei die Bauchseite, an der sich die Saugnäpfe befinden, nach aussen gerichtet wird. Lässt man nun vom Fenster her hinreichend intensives Himmelslicht auf die Bauchseite des Thieres fallen, so verlässt der Blutegel meist die Fensterseite und begiebt sich an die Zimmerseite des Glases. Nunmehr kehrt er dem Lichte den Rücken zu. Dass es sich aber hierbei wirklich um eine Orientirungsbewegung gegen Licht handelt, geht daraus hervor, dass die Thiere sehr häufig, wenn sie die Fensterseite des Glases nicht verlassen, ihren Körper nahe dem oberen Saugnapfe um 180^0 torquiren und nun auf diese Weise dem Lichte die Rückenseite darbieten.

Hierbei wirken wie immer wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen richtend. Bedeckt man das Thier mit rothem Glase, so erfolgt im Allgemeinen gar keine oder nur sehr spät erst eine Orientirungsbewegung. Hält man blaues Glas vor, so erfolgt die Orientirungsbewegung wie in diffusem Tageslichte.

Der Unterschied in der Reizbarkeit der Bauch- und Rückenseite dorsiventraler Thiere ist also dem Sinne nach ähnlich dem Unterschiede in der Reizbarkeit des oralen und aboralen Poles.

3. Es bleibt noch übrig die Abhängigkeit der Reizbarkeit eines dorsiventralen Thieres von der symmetrischen Seitlichkeit seines Körpers zu besprechen. Zwei Körperelemente eines dorsiventralen Thieres, welche zur Medianebene symmetrisch liegen, haben eine der Grösse nach gleiche Reizbarkeit.

Die Thatsachen, die das beweisen, sind so sehr Gegenstand der täglichen Erfahrung, dass ich mich mit einem kurzen Hinweis begnügen kann.

Wenn Berührung eines Thieres an einer Seite eine Bewegung nach links hervorruft, so ruft eine gleiche Berührung der genau symmetrischen Stelle des Körpers eine gleich grosse Bewegung nach rechts hervor. Ein rechts im Gesichtsfelde auftauchendes Objekt löst der Grösse nach dieselben, dem Sinne nach die entgegengesetzten Bewegungen aus, wie ein links gleich weit von der Medianebene auftauchender Gegenstand. Wir können kurz sagen: Die Symmetrieebene eines Thieres in morphologischer Beziehung ist auch Symmetrieebene desselben in physiologischer Beziehung.

Diese Vertheilung der Reizbarkeit eines Thieres nach der Körperform bestimmt die Orientirung der dorsiventralen Thiere gegen die Lichtquelle. Befindet sich die Medianebene in der Richtung des Lichtstrahles, so werden immer je zwei symmetrische Punkte unter gleichem Winkel vom Lichtstrahle getroffen. Es heben sich die Reizwirkungen der rechten und der linken Körperhälfte auf, da sie der Grösse nach gleich der Richtung noch entgegengesetzt sind und es entsteht kein weiteres Drehbestreben. Bei jeder Schiefstellung der Medianebene gegen den Lichtstrahl greifen an den symmetrischen Elementen ungleiche Kräfte an und es muss ein Drehbestreben resultiren, welches anhält, bis die Medianebene in die Richtung des Lichtstrahles gelangt ist.

Diese Abhängigkeit der Reizbarkeit von der Körperform ist also der Grund, dass sich beispielsweise die Fliegenmade scharf in der Richtung des Lichtstrahles von der Lichtquelle fort und die Blattlaus ebenso präcis in der Richtung der Strahlen zur Lichtquelle hinbewegt. Damit sind auch die Orientirungsbewegungen der Thiere gegen Licht in ähnlicher Weise aus der Körperform abgeleitet, wie das durch Sachs für die pflanzlichen Gebilde schon geschehen ist.

Um zu zeigen, wie weit die eben skizzirte Auffassung der heliotropischen Erscheinungen im Thierreiche von den bisher herrschenden Vorstellungen, insbesondere von den Vorstellungen

der Darwinisten abweicht, führe ich die Meinungen von Romanes und Darwin über diesen Gegenstand an. Romanes erwähnt die bekannten Thatsachen, dass Insekten aller Arten in die Flammen fliegen, dass viele Vögel von dem Lichte der Leuchtthürme, Fische von Laternen angelockt werden. Romanes giebt folgende Erklärung der Erscheinung: „Jene Gewohnheit wird wahrscheinlich aus blosser Neugierde oder dem Verlangen zur Prüfung des neuen und auffallenden Gegenstandes entsprungen sein", und dann theilt er einige Bemerkungen mit, die er unter Darwins Manuskripten gefunden hat: „Frage: Warum fliegen Motten und viele Mücken in die Lichtflamme, aber nicht nach dem Monde, wenn derselbe am Horizont steht? Allerdings bemerkte ich längst, dass sie bei Mondschein weniger häufig in die Lichtflamme fliegen. Sobald aber eine Wolke darüber hinzieht, werden sie alsbald wieder vom Lichte angezogen." Und Romanes meint: „Die Antwort auf diese interessante Frage ist die, dass der Mond ein vertrauter Gegenstand ist, den die Insekten als selbstverständlich hinnehmen und sonach zur Prüfung desselben kein Verlangen empfinden"[1]).

Was das Thatsächliche betrifft, so sahen wir, dass nicht der „neue und auffallende Gegenstand und das Verlangen, ihn zu prüfen," die Insekten zur Lampe führt, da sie ja auch genau so, wie ich gezeigt habe, von der natürlichen Lichtquelle, der Sonne, angezogen werden. Ein Grund für die Annahme, dass der Mond den Insekten „vertrauter" sei als die Sonne, scheint mir nicht vorhanden zu sein. Wie aber Romanes die Erscheinungen des negativen Heliotropismus der Thiere mit „dem Verlangen zur Prüfung des unbekannten Gegenstandes" in Einklang setzen will, ist nicht recht abzusehen. Die Geschichte der Wissenschaft lehrt, dass überall da, wo anthropomorphe „psychologische" Motive in der Naturforschung sich gefunden haben, regelmässig Konfusion herrschte. Vor Galilei „suchte"

---

1) Romanes, Die geistige Entwickelung im Thierreiche. Leipzig, Günther S. 307 u. ff.

der in der Flüssigkeit sinkende Körper „seinen Ort“[1]. Galilei und seine Nachfolger machten der Herrlichkeit dieser Psychologie für die unbelebte Natur wenigstens ein Ende. Die Menschheit hat keinen Grund gehabt, diese Revolution zu beklagen. Protoplasmatische Substanzen bewegen sich aber heute in der Biologie immer noch „aus Neugierde“ zur Lichtquelle.

1) Vergl. Mach, Geschichte der Mechanik, S. 117, I. Aufl.

XIII.

Der positive Heliotropismus des Protoplasmas im Hintergrunde unseres Auges.

— —

1. Das Protoplasma unserer Netzhaut ist positiv heliotropisch. Es ist durch die Beobachtungen von Angelucci und namentlich durch die schönen Untersuchungen von van Genderen Stort und von Engelmann bewiesen, dass im belichteten Auge das Pigment und die Zapfen sich gegen den Glaskörper vorschieben, dass sie bei Lichtmangel sich wieder zurückziehen. Die Vorgänge sind analog den Bewegungen der Chlorophyllkörner; Sachs hat darauf hingewiesen, dass dabei die Chlorophyllkörner nur passiv mitbewegt werden und dass das Protoplasma die eigentlichen Orientirungsbewegungen gegen das Licht ausführt. So dürfte es sich auch im Augen-Hintergrunde verhalten. Das eigentlich positiv heliotropische Element, welches bei Reizung durch Licht oder durch den galvanischen Strom in der Richtung der Strahlen sich verschiebt, ist wohl das farblose Protoplasma, während die Pigmentkörner und die Zapfen nur passiv mitbewegt werden.

Dass auch hier die stärker brechbaren Strahlen wirksamer sind als die schwächer brechbaren geht aus der bekannten Thatsache hervor, dass es einer viel geringeren Intensität bedarf, damit blaue als damit rothe Strahlen von uns empfunden

werden. Engelmann giebt auch an, dass blaue Strahlen wirksamer sind, um die Zapfenbewegungen im Augenhintergrunde herbeizuführen als rothe.

Man hat die Zapfenbewegungen mit der Lichtempfindung in Zusammenhang gebracht. Es scheint mir natürlicher, die Orientirungsbewegungen der Augen und des Kopfes und die durchs Auge vermittelten Raumempfindungen mit den Thatsachen des Heliotropismus in Beziehung zu bringen.

2. Die bisherigen Untersuchungen über die Raumempfindungen des Auges beruhen auf ganz anderen Voraussetzungen wie die des Heliotropismus. In einem wesentlichen Punkte widerspricht die heliotropische der bisher üblichen Auffassung. Die heliotropische Auffassung setzt die Kontinuität der reizbaren Substanz (des Protoplasmas) im Augenhintergrunde und im gesammten Körper voraus. Bisher stellte man sich vor, dass im Augenhintergrunde distinkte, von einander physiologisch isolirte Sehelemente vorhanden seien (etwa die Stäbchen und Zapfen).

Schon der Umstand, dass die Wirkung eines Lichtreizes, welcher an einer Stelle der Netzhaut angreift, nicht nur vom Zustande dieser Netzhautstelle, sondern auch vom Zustande der übrigen, insbesondere der benachbarten Netzhautstellen abhängt, drängt zur Annahme einer Kontinuität der reizbaren Netzhautsubstanz. Diese Korrelation der Netzhautstellen, die meines Wissens für die Raumempfindungen Mach[1]) zuerst erkannt hat, ist von sehr weitgehender Bedeutung. Selbst die elementare Thatsache, dass eine geometrisch gerade Linie uns auch physiologisch gerade erscheint, ist ja auf jene Korrelationen zurückzuführen. Denn lösen wir die Linie in distinkte Streckenelemente auf, die geometrisch alle in ein und derselben Geraden liegen, die aber durch einen gewissen Abstand von einander getrennt sind, so erscheinen uns dieselben (in Tertiärstellung der Augen betrachtet) nicht mehr in einer geraden Linie, sondern noniusartig gegeneinander verschoben. Werden

1) Vergl. Mach, Analyse der Empfindungen. S. 91 u. ff.

die Streckenelemente hinreichend klein und wird ihr Abstand von einander hinreichend gross, so scheinen sie bekanntlich in einer gegen den primären Blickpunkt konkaven Linie zu liegen. Also der Umstand, ob die zwischen den Netzhautbildern von 2 Streckelementen liegenden Netzhautstellen ungereizt bleiben, oder ob sie ebenfalls das Bild eines Linienelementes enthalten, ändert die Raumempfindung.

Ob beim Hinführen des Blickes über eine gerade Linie das Netzhautbild der Linie stets über dieselben Netzhautelemente sich schiebt oder nicht, scheint mir von mehr nebensächlicher Bedeutung. Ich habe Versuche angestellt, in welchen bei geschlossenen Augen durch den tastenden Finger ermittelt werden sollte, ob eine tastbare starre Linie gerade oder gekrümmt sei. Dabei erwies es sich als ganz gleichgültig, ob stets dieselben Hautelemente des tastenden Fingers über die Linie hingeführt wurden, oder ob die Projektion der Geraden auf den Finger sich auf diesem hin und her verschob. Das Letztere bildete die Regel und dennoch war die Empfindung, dass die Linie gerade sei, mit aller Bestimmtheit vorhanden.

Das ganze Gebiet der Korrelationserscheinungen würde also eher jenen Voraussetzungen, welche die heliotropische Auffassung der Orientirungsbewegungen des Auges macht, entsprechen, nämlich dass das in Kontinuität befindliche Protoplasma des Augenhintergrundes heliotropisch reizbar ist und dass die heliotropischen Veränderungen desselben die Raumempfindungen mitbestimmen. Das Gebiet der Korrelationen ist ein ausserordentlich grosses und fruchtbares und es ist nicht möglich, auf jede einzelne Erscheinung hier einzugehen.

3. Es ist bekannt, dass Drehung eines Menschen oder höheren Thieres auf der Centrifugalmaschine eine dem Sinne der Drehung der Maschine entgegengesetzte Drehung der Augen, des Kopfes und des Körpers verursacht und dass Bewegung eines Objektes durch das Gesichtsfeld eine dem Sinne der Bewegung gleiche Bewegung der Augen oder des Kopfes und des Körpers herbeiführt. Im letzteren Falle ist der Sinn der Augenbewegung bestimmt durch die Richtung und den Sinn

der Verschiebung der Netzhautbilder, im ersten Falle ist er von der Netzhaut ganz unabhängig.

Ich habe nun gefunden, dass, wenn man einem Hunde eine Hemisphäre des Grosshirnes, etwa die linke, verletzt und das Thier auf eine Drehscheibe setzt, Drehung der Scheibe um die Vertikalachse nach rechts (von oben gesehen) ausserordentlich lebhafte kompensatorische Bewegungen auslöst, während auf Drehung der Scheibe im entgegengesetzten Sinne viel schwächere oder gar keine kompensatorischen Bewegungen erfolgen [1]). Ganz entsprechend verhalten sich die durch Bewegung eines Sehobjektes ausgelösten Bewegungen. Führt man einen Gegenstand, etwa ein Stück Fleisch, um den Kopf eines in der linken Hemisphäre operirten Hundes (im Sinne des Hundes) nach links im Kreise herum, so folgt der Hund dem Fleischstücke kontinuirlich auch bei sehr schneller Bewegung des Fleischstückes; führt man das Fleischstück dagegen nach rechts (im Sinne des Hundes) um den Kopf desselben herum, so folgt der Hund entweder gar nicht oder nur bei ausserordentlich geringer Winkelgeschwindigkeit der Bewegung des Fleischstückes. Das Netzhautbild, wenn es auf der Netzhaut von rechts nach links über die Netzhautelemente sich verschiebt (wenn es also von links nach rechts durch das Gesichtsfeld geführt wird), löst keine oder zu schwache Kopfbewegungen aus, während dasselbe Netzhautbild, wenn es über dieselben Netzhautelemente im entgegengesetzten Sinne sich verschiebt, das Thier zu ganz normalen oder sogar über die Norm lebhaften Kopfbewegungen zwingt. (Dasselbe Thier ist vollkommen im Stande, seine Wirbelsäule maximal nach beiden Seiten zu krümmen und von rechts sowohl wie von links her ein Fleischstück von seiner Schwanzwurzel mit der Schnauze zu nehmen.)

Das weist auf eine gemeinsame Wurzel der durch Verschiebung der Netzhautbilder und der durch passive Drehung eines Thieres auf der Drehscheibe ausgelösten kompensatori-

1) Beiträge zur Physiologie des Grosshirns. Pflüger's Archiv Bd. 39.

schen Bewegungen hin. Die Nothwendigkeit, einen solchen engeren Zusammenhang zwischen beiden Klassen von Erscheinungen anzunehmen, hat bekanntlich Mach schon auf Grund ganz anderer Thatsachen betont.

Was nun das übrige Verhalten des Blickraumes bei dem in der linken Grosshirnhemisphäre operirten Hunde betrifft, so reagirt der Hund, wo man ihm auch immer im Gesichtsfelde ein Fleischstück vorhält. Die durch den Netzhautreiz des ruhenden Bildes ausgelösten Bewegungen sind nach Ausmaass und Richtung normal bis auf einen Umstand, der mit dem vorhin besprochenen zusammenhängt. Nämlich sämmtliche Netzhautstellen des links im Grosshirne operirten Hundes haben einen grösseren Linkswerth als beim normalen Hunde. Das lässt sich folgendermassen nachweisen. Hält man dem links operirten Hunde gleichzeitig zwei Fleischstücke nebeneinander (etwa in der linken sonst normalen Gesichtshälfte) vor, so nimmt der Hund nicht das seiner Medianebene nähere der beiden Fleischstücke (wie der normale Hund), sondern das am weitesten nach links gelegene. Hält man ihm ein einzelnes grösseres Objekt vor, gleichviel wo, so erreicht er das Objekt im Sprunge richtig, aber er springt an den am weitesten nach links gelegenen Punkt des Objektes. Erreicht die Störung einen sehr hohen Grad, so springt das Thier, wie Goltz gefunden hat, nach links am Objekt vorbei. Durch Läsion der linken Grosshirnhemisphäre eines Hundes erleiden also die Raumwerthe der Netzhautstellen bei Primärstellung des Kopfes und der Augen dieselbe Modifikation, die sie, wie ich an einer andern Stelle gezeigt habe, auch bei uns in ganz normaler Weise erleiden, wenn die Linkswender unserer Augen sich verkürzen. Ich habe nun weiter gefunden, dass genau dieselben Erscheinungen wie in Bezug auf die Seitenwerthe der Punkte des Blickraumes, auch in Bezug auf die Höhenwerthe derselben nach Verletzung des Grosshirnes auftreten können. Ein in beiden Hemisphären hinten operirter Hund folgte sehr gut, wenn man ein Fleischstück aufwärts bewegte, aber sehr schlecht bei Bewegung in entgegengesetzter Richtung; ebenso

überschätzte er die Höhenlage des Objektes. Die Raumwerthe seiner Netzhautstellen erfuhren gegen die Norm einen Zuwachs (im äusseren Raume) nach oben. Dagegen war die Netzhaut dieser Thiere von jeder Stelle des Gesichtsfeldes aus erregbar. Nach den vorhin erwähnten Erfahrungen am links operirten Hunde müsste ein solcher in beiden Hinterhauptlappen operirter Hund bei passiver Drehung um eine auf seiner Medianebene senkrecht stehende Achse präcise kompensatorische Bewegungen ausführen, wenn die Drehung der Centrifugalmaschine (im Sinne des Hundes) nach unten erfolgt, während bei Drehung der Maschine im entgegengesetzten Sinne die kompensatorischen Bewegungen des Hundes abgeschwächt sein müssten. Ich habe diese Versuche nicht ausgeführt; dagegen liegen ausreichende, aber bisher anders aufgefasste Thatsachen vor, welche zeigen, dass die Orientirung des Thieres thatsächlich in dem eben angeführten Sinne modifizirt ist.

Ein Hund, der die beiden Hinterhauptlappen verloren hat, ist, wie Goltz gefunden hat, gar nicht oder nur schwer dazu zu bewegen, eine Treppe hinab zu gehen; dagegen geht ein solches Thier sehr wohl treppauf.

An einem von Herrn Professor Goltz so operirten Hunde habe ich konstatiren können, dass das Thier, auf eine schiefe Ebene gesetzt, die Neigung hatte, aufwärts zu gehen, während es nur ausnahmsweise die Ebene abwärts ging. Die Ebene war mit queren Leisten versehen, so dass seine Füsse nicht rutschen konnten. Dagegen fällt bei einem solchen Hunde auf, dass er häufig ohne jede Veranlassung den Kopf nach oben richtet und sich auf die Hinterfüsse erhebt, „ins Leere aufsteigt“. Diese Erscheinungen verhalten sich ebenso bei einem Hunde, der keine Augen besitzt, wie bei einem Hunde mit Augen.

Durch diese Thatsachen wird bewiesen, dass durch die Verletzung des Grosshirnes die Orientirung gegen bewegte Sehobjekte in demselben Sinne geändert wird, wie die Orientirung gegen Massenwirkungen.

Dass diese Orientirungsstörungen thatsächlich eine Sonder-

stellung unter den Folgen einer Verletzung des Grosshirnes einnehmen, geht aus der folgenden Thatsache hervor:

Wenn man bei einem Hunde und bei einem Kaninchen dieselbe etwa die linke Hemisphäre des Grosshirnes verletzt, so nimmt bei beiden Thieren die Sensibilität der Haut auf der rechten Körperseite ab; ebenso nimmt die Sensibilität für Lichtreiz, die aus der rechten Gesichtsfeldhälfte herkommen, ab. Während also diese Störungen bei beiden Thieren gleichsinnig sind, sind die Orientirungsstörungen von entgegengesetztem Vorzeichen. Das links operirte Kaninchen kompensirt schlechter bei Rechtsdrehung der Drehscheibe[1]), der links operirte Hund kompensirt schlechter bei Linksdrehung der Drehscheibe. Der links operirte Hund bevorzugt die Linksdrehung, das links operirte Kaninchen die Rechtsdrehung bei den Progressivbewegungen. Die Sensibilitätsstörungen der Haut und der Netzhaut können also unmöglich die Quelle jener Orientirungsstörungen sein.

Man könnte daran denken, dass die Reizbarkeit des Labyrinthes durch Verletzung des Grosshirnes modifizirt sei; denn die von mir erwähnten Orientirungsstörungen haben eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit mit den Orientirungsstörungen, welche nach Verletzung der Bogengänge eintreten. Ich werde im Anhange aber Versuche an Stubenfliegen und anderen Insekten anführen, wonach Verletzung des Grosshirnes bei diesen Thieren, die kein Labyrinth besitzen, denselben Einfluss hat auf die Orientirung, wie Verletzung des Grosshirnes bei Kaninchen.

Die besondere Bedeutung des Auges für die räumliche Orientirung des Gesammtthieres liegt, wie mir scheint, nicht etwa darin, dass hier etwa distinkte specifische Elemente der Raumempfindung sich finden. Das für die Orientirung wesentliche Element ist das kontinuirliche Protoplasma des Augenhintergrundes und dieses hat seine heliotropische Reizbarkeit mit den niedersten Pflanzen gemein; die besondere Bedeutung

---

1) Wie ich gemeinschaftlich mit Herrn Dr. v. Korányi konstatirt habe.

der Augen für die räumliche Orientirung dürfte eher in den besonderen durch die dioptrischen und mechanischen Eigenthümlichkeiten des Auges bedingten Umständen liegen, unter denen das Protoplasma der Netzhaut seine heliotropischen Bewegungen ausführt [1]).

---

1) Es ist möglich, dass durch das Licht auch Protoplasmaströmungen an unserer übrigen Körperfläche ausgelöst werden. Die unter dem Einflusse des Lichtes erfolgenden Pigmentablagerungen in der Haut könnten möglicherweise ein analoger Vorgang sein wie die Pigmentverschiebungen in der Netzhaut. Der Gegenstand bedarf noch einer genauen Untersuchung.

XIV.

Zusammenstellung einiger thatsächlicher Ergebnisse der Untersuchung.

Ich stelle zum Schlusse einige wesentliche Ergebnisse meiner Untersuchung in kurzen Sätzen zusammen.

I. Die Abhängigkeit der thierischen Bewegungen vom Licht ist Punkt für Punkt die gleiche wie die Abhängigkeit der pflanzlichen Bewegungen von derselben Reizursache.

1. Die Richtung der Medianebene, resp. die Richtung der Progressivbewegung der Thiere fällt zusammen mit der Richtung des Lichtstrahles.

2. Die stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums sind für die Orientirung der Thiere ausschliesslich oder doch stärker wirksam, als die schwächer brechbaren Strahlen; wie auch für die Orientirung der Pflanzen.

3. Das Licht wirkt bei konstanter Intensität dauernd als heliotropische Reizursache auf die Thiere; wie auf die Pflanzen.

4. Die Intensität des Lichtes kommt für den Heliotropismus der Thiere insofern in Betracht, als nur von einer gewissen Intensität des Lichtes an heliotropische Bewegungen erfolgen; und als mit zunehmender Intensität

die Einstellung der Thiere in die Richtung der Strahlen eine um so genauere ist. Bei geflügelten Insekten (Ameisen, Schmetterlingen, Blattläusen etc.) löst direktes Sonnenlicht Flugbewegungen aus, während im Himmelslichte die heliotropischen Bewegungen gewöhnlich nur im Laufe ausgeführt werden. Dagegen bewegen sich, wie wir gesehen haben, positiv heliotropische Thiere auch dann zur Lichtquelle, wenn sie dabei von Stellen höherer Lichtintensität zu Stellen geringerer Lichtintensität gelangen und bewegen sich negativ heliotropische Thiere im entgegengesetzten Sinne auch dann, wenn sie dabei von Stellen geringerer zu Stellen höherer Lichtintensität gelangen.

5. Nur innerhalb gewisser Grenzen der Temperatur werden die heliotropischen Bewegungen ausgelöst. Innerhalb dieser Grenzen giebt es eine Temperatur, bei der die Orientirungsbewegungen der Thiere gegen die Lichtquelle am schnellsten und präcisesten ablaufen; wie bei den Pflanzen.

II. Die Orientirung der Thiere gegen eine Lichtquelle hängt ebenso von der Körperform der Thiere ab, wie die Orientirung der Pflanzen gegen das Licht von der Form der Pflanze abhängt.

1. Symmetrische Punkte der Körperoberfläche dorsiventraler Thiere haben der Grösse nach die gleiche heliotropische Reizbarkeit.
2. Die heliotropische Reizbarkeit des oralen Poles eines Thieres ist der Grösse nach verschieden von der Reizbarkeit des aboralen Poles und zwar überwiegt im Allgemeinen die heliotropische Reizbarkeit des oralen Poles.
3. Die Reizbarkeit der Bauchseite ist der Grösse nach verschieden von der Reizbarkeit der dorsalen Seite.

Alle 3 Umstände zusammengenommen bewirken, dass die dorsiventralen Thiere ihre Medianebene in die Rich-

tung der Strahlen stellen und in dieser Richtung sich zur Lichtquelle hin oder von ihr fort bewegen.

4. Augenlose Thiere (z. B. die Larve von Musca vomitoria) verhalten sich darin ganz wie Thiere mit Augen.

III. Die heliotropische Reizbarkeit eines Thieres tritt häufig nur in gewissen Epochen seines Lebens besonders hervor.

1. Bei Ameisen ist diese Epoche die Zeit der Begattung.
2. Bei Blattläusen ist es die Zeit, in der Flügel vorhanden sind.
3. Bei den Larven von Musca vomitoria ist der negative Heliotropismus am ausgesprochensten vorhanden, wenn die Larve ausgewachsen ist, während die Bauchseite der Lichtquelle am energischsten unmittelbar nach dem Ausschlüpfen zugewendet wird.
4. Bei sehr vielen Thieren hat der Heliotropismus im Larven- und im geschlechtsreifen Zustande ein entgegengesetztes Vorzeichen.
5. Die Nachtschmetterlinge sind wie die Tagesschmetterlinge positiv heliotropisch und stimmen in ihrem positiven Heliotropismus in allen Stücken mit jedem anderen positiv heliotropischen Thiere überein. Die Schlafperiode der Nachtschmetterlinge jedoch fällt in die Tagesstunden und nur darum wird ihr Heliotropismus meist nur in den Nachtstunden manifest.

IV. Die heliotropische Reizbarkeit hängt bei manchen Thieren mit der Sexualität zusammen. Abgesehen von dem schon erwähnten Hochzeitsflug der Ameisen gehört hierhin die Thatsache, dass bei Ameisen und Schmetterlingen die Männchen heliotropisch reizbarer sind als die Weibchen.

V. Die Lebensgestaltung eines Thieres hängt ab von der Gesammtheit seiner verschiedenen Arten von Reizbarkeit. So kann es kommen, dass die Raupe des Weidenbohrers und die Cuma Rathkii, welche dem Lichte entzogen leben, energisch positiv heliotropisch sind, ohne dass sie aus

dieser Art von Reizbarkeit irgend welchen Nutzen ziehen können, wie viele heliotropische Wurzeln.

VI. Ungemein verbreitet ist im Thierreiche eine Form der Kontaktreizbarkeit, welche bisher wenig beachtet war und welche mit negativem Heliotropismus leicht verwechselt werden kann. Sie besteht darin, dass viele Thiere gezwungen sind, ihren Körper in bestimmter Weise gegen die Oberfläche anderer fester Körper einzustellen, resp. ihren Körper möglichst allseitig mit anderen festen Körpern in Kontakt zu bringen (Stereotropismus). Es giebt nun Thiere, welche in Hohlwürfeln konstant nur die konkaven Ecken und Kanten aufsuchen (Forficula auricularia, Ameisen, Amphipyra, Larve von Musca vomitoria etc.); während andere Thiere ebenso konstant an den konvexen Kanten und Ecken der Körper sich festsetzen (z. B. Raupen von Porthesia chrysorrhoea).

VII. Eine dunkle Wärmequelle hat wohl Einfluss auf die Orientirung, dagegen ist sie im Allgemeinen nicht im Stande, den Thieren eine geradlinige Richtung der Progressivbewegung vorzuschreiben. So kommt es, dass Thiere, welche von der Wärmequelle sich fortbewegen, dennoch durch die Richtung der Lichtstrahlen gezwungen werden, aus dem diffusen Tageslichte in direktes Sonnenlicht sich zu bewegen und dauernd dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt zu bleiben, obwohl sie dabei zu Grunde gehen. Die Wirkungen einer dunklen Wärmequelle sind am besten den Wirkungen einer schwachen Lichtquelle zu vergleichen, die noch ausreicht, ein negativ heliotropisches Thier zu verhindern, sich zur Lichtquelle zu bewegen, die aber nicht mehr ausreicht, um das Thier zu zwingen, scharf in der Richtung der Strahlen sich zu bewegen.

Es bleibt noch übrig, eine Konsequenz aus dem Inhalte der Arbeit zu ziehen, die bisher nicht zur Sprache kommen konnte. Wir haben gesehen, dass bei Thieren, welche Nerven besitzen, die Orientirungsbewegungen gegen Licht in allen Stücken

durch dieselben äusseren Umstände bestimmt sind und in derselben Weise von der äusseren Körperform abhängen wie bei Pflanzen, welche keine Nerven besitzen. Folglich können diese heliotropischen Erscheinungen nicht auf specifischen Eigenschaften des Centralnervensystems beruhen; wie sie z. B. die Nervenphysiologie immer noch annimmt, wenn sie Vorgänge, wie die Anziehung der Motte durch das Licht als Instinkt- oder Reflexwirkung bezeichnet.

XV.

Anhang.

Einige weitere Versuche über den Geotropismus der Insekten.

Da ich in dieser Schrift wiederholt Veranlassung hatte, einen Einfluss der Schwerkraft auf die Orientirung der Thiere zu konstatiren, welcher in dieser Form in der physiologischen Litteratur bisher noch nicht zur Sprache gekommen ist, so ist es dem Leser vielleicht erwünscht, wenn ich einige weitere Thatsachen über den thierischen Geotropismus mittheile. Ich bemerke aber im Voraus, dass meine Untersuchungen auf diesem Gebiete keineswegs abgeschlossen sind und dass ich auf den Gegenstand zurückkommen werde.

1. Bei Raupen (z. B. Bombyx neustria) habe ich gefunden, dass sie in ein hohles Gefäss gesetzt an den Wänden desselben vertikal nach oben kriechen. Will man solche Raupen aus einem Gefäss ausgiessen, so muss man umgekehrt verfahren, wie wenn man eine Flüssigkeit ausgiessen will: man muss die Mündung des Gefässes nach oben halten. Hat man die Raupen in einem Gefässe von Glas, so führt auch das von oben her einfallende Himmelslicht diesen Effekt herbei; ich habe aber diese Versuche in Holzgefässen ausgeführt; war die offene Mündung

derselben nach unten gekehrt, so krochen die Thiere nach oben und kein Thier entkam aus diesem Gefässe. Allein der Geotropismus scheint wie der Heliotropismus nur zu bestimmten Epochen im Leben des Thieres besonders hervorzutreten; denn bei denselben Thieren gelangen die geotropischen Versuche nicht zu allen Zeiten.

2. Kleine Käfer, namentlich Coccinella, die man sich leicht jederzeit in grösserer Menge verschaffen kann, setzte ich in eine Holzkiste und, um vor Lichtwirkungen ganz sicher zu sein, brachte ich die Holzkiste in einen dunklen Schrank. Die Thiere, die anfangs über die ganze Kiste vertheilt waren, fanden sich am anderen Tage an der höchsten Stelle des Kastens an der oberen Wand und blieben hier dauernd sitzen. Kehrte ich den Kasten um, so änderten sie ihre Orientirung und gingen wieder nach oben. Die Coccinellen und andere Käfer (namentlich Blattkäfer) bieten insofern in diesem Verhalten etwas besonderes, weil sehr viele andere Thiere, wie Raupen, Blattläuse etc., wenn sie einige Zeit im Dunkeln sind, nicht mehr geotropisch reagiren.

3. Bei diesen Coccinellen lässt sich noch eine zweite Erscheinung beobachten, auf die ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung über die „Orientirung der Thiere gegen die Schwerkraft" hingewiesen habe[1]). Die Küchenschaben z. B. setzen sich in Hohlkörpern meist an den vertikalen Wänden fest; sie sitzen aber niemals dauernd auf den basalen horizontalen Ebenen, auf welchem sie dem Schwerpunkte der Erde die Bauchseite zuzukehren gezwungen sind. Sind in einem Hohlwürfel beispielsweise die Schaben an den 4 vertikalen Wänden vertheilt und dreht man den Kasten vorsichtig und sehr langsam um eine horizontale Achse um 90°, so gerathen lediglich die Thiere in Bewegung, deren Bauchseite in der neuen Stellung des Kastens dem Schwerpunkte der Erde zugekehrt ist. Sie verlassen die Ebene, an der sie bisher sassen und suchen sich

---

[1]) Die Orientirung der Thiere gegen die Schwerkraft der Erde (Thierischer Geotropismus). Sitzungsberichte der Würzburger physik.-medizinischen Gesellschaft 1888.

wieder eine vertikale Ebene auf, an der sie sich anhängen. Die Thiere dagegen, welche an den 3 anderen vertikalen Ebenen sassen, bleiben bei der Drehung des Kastens völlig in Ruhe. Es kann sich also nur darum handeln, dass die Thiere nicht im Stande sind, längere Zeit die Bauchseite dem Schwerpunkte der Erde zuzukehren. Ob es sich hierbei darum handelt, dass die Extremitäten der Thiere eher den Zug der Last des Körpers, als den Druck derselben aushalten, weiss ich nicht. Dieselbe Erscheinung lässt sich auch an Coccinellen zeigen. Stellt man den Kasten schief, so werden zuerst die beiden schiefen Ebenen verlassen, auf welchen die Thiere die Bauchseite dem Schwerpunkte der Erde zukehren müssen.

4. Abgesehen von der vorhin erwähnten Eigenthümlichkeit, findet man die Coccinellen, wie die Schaben in allen möglichen Orientirungen gegen den Schwerpunkt der Erde an den Wänden hängend. Es herrschen also auch hierin enorme Verschiedenheiten, da es auch Thiere giebt (z. B. die frisch ausgeschlüpften Schmetterlinge etc.), welche die Medianebene ihres Körpers in die Richtung der Vertikalen stellen und den Kopf nach oben richten. Es giebt aber auch Thiere, welche sich genau umgekehrt einstellen und den Kopf nach unten richten. Dahin gehört die Kreuzspinne, die man in dieser Orientirung in dem Centrum ihres Netzes stundenlang hängen sieht. Das gleiche Verhalten fand ich bei einer Diptere, die ich noch nicht näher bestimmt habe.

5. Setzt man eine Stubenfliege (der man die Flügel abgeschnitten hat) oder einen Käfer auf die Scheibe der Centrifugalmaschine, so führen diese Insekten anfangs bei geringer Winkelgeschwindigkeit Drehungen ihres Körpers um dieselbe Achse, aber im entgegengesetzten Sinne aus wie die Drehscheibe.

Nimmt die Geschwindigkeit der Drehung zu, so hören diese kompensatorischen Bewegungen des Insektes auf. Diese Thiere verhalten sich bis dahin also genau so, wie das Mach für die Drehung von Wirbelthieren angiebt, die im Besitze

eines Labyrinths sind[1]). Während aber bei Wirbelthieren, wenn die Bewegung der Centrifugalmaschinen aufhört, die Bewegungen des Thieres eine Weile fortdauern, aber in entgegengesetztem Sinne erfolgen wie während der Drehung, habe ich bei Insekten bis jetzt niemals diese kompensatorischen Nachdrehungen hervorrufen können.

6. Wenn man einer Stubenfliege eine Hemisphäre des Gehirns exstirpirt, so treten bei der Fliege dieselben Orientirungsstörungen ein wie nach derselben Operation beim Kaninchen. Die links operirte Fliege weicht bei ihren Progressiv-Bewegungen kontinuirlich aus der Richtung ihrer Medianebene nach r e c h t s ab. Je nach der Gunst oder der Ungunst des operativen Erfolges sind diese Abweichungen geringer oder stärker. Ich habe schon früher angegeben, dass auch bei Hunden und Kaninchen nach Verletzung einer Hemisphäre die Reaktionen auf der Drehscheibe unsymmetrisch werden können. Setzt man eine Fliege, der die linke Gehirnhälfte fehlt, auf die Drehscheibe, so findet man, dass sie bei Drehung der Scheibe (von oben gesehen) im Sinne des Uhrzeigers kleine oder nur schwache kompensatorische Bewegungen ausführt; dass sie dagegen bei Drehung der Scheibe im entgegengesetzten Sinne sehr prompt (anscheinend sogar besser als vor der Operation) kompensirt. Nach Exstirpation beider Hemisphären oder nach Abschneiden des Kopfes habe ich keine kompensatorischen Bewegungen mehr bei der Stubenfliege hervorrufen können. Aus den Versuchen von Mach geht hervor, dass die kompensatorischen Bewegungen der Wirbelthiere im Kopfe ausgelöst werden. Nach Mach ist das wesentliche Organ, das hierbei in Betracht kommt, das Labyrinth. Ein derartiges Organ aber existirt im Kopfe der Fliege nicht.

7. Exstirpirt man einer Fliege die Schwingkolben, so ist die Fliege nicht mehr im Stande, aufwärts zu fliegen; sie fällt beim Versuch zu fliegen alsbald zu Boden und überschlägt sich hierbei häufig. Diese Thatsache hat Gleichen-Russwurm schon

[1]) Mach, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

im vorigen Jahrhundert konstatirt. Ich habe gefunden, dass eine solche Fliege auf der Centrifugalmaschine wie eine vollkommen normale Fliege reagirt. Die Exstirpation der Schwingkolben wirkt also nicht wie die Exstirpation des Labyrinths bei Fröschen, Vögeln oder Säugethieren, bei denen nach den Versuchen von Högies und Schrader die kompensatorischen Bewegungen aufhören, wenn man die Labyrinthe exstirpirt. Die von anderen ausgesprochene, von mir in meiner ersten Publikation getheilte Vermuthung, dass die Richtung des Schalles einen Einfluss auf die Orientirung hat, hat mich einstweilen zu keinen neuen Thatsachen geführt.

8. Kompensatorische Bewegungen auf der Centrifugalmaschine habe ich bisher nicht konstatiren können bei Raupen, bei Muscidenlarven und bei Schnecken.



Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

